SHOUT
SHARE
IT

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Schriftleitung
Rainer Hutterer

Band 41, Hefte 1—4, 1990 ISSN 0006-7172

Vom Band 41, 1990, erschienen

Heft 1	**(p. 1 – 94)**	**6. April 1990**
Heft 2	**(p. 95 – 162)**	**8. Oktober 1990**
Heft 3—4	**(p. 163 – 289)**	**28. Dezember 1990**

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150 – 164, 5300 Bonn 1, F. R. Germany
Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., Bonn
ISSN 0006 – 7172

Inhalt des 41. Bandes

Beaucournu, J.-C.: *Leptopsylla algira vogeli* n. ssp. (Siphonaptera, Ceratophyllidae, Leptopsyllinae), parasite de Crocidure (Mammalia, Insectivora, Crocidurinae) sur l'île de Gozo (Archipel de Malte) ... 213
Brown, C. & D. Ward: The morphology of the syrinx in the Charadriiformes (Aves): Possible phylogenetic implications ... 95
Clancey, P. A.: Variation in the Cinnamon-breasted Warbler of the South West Arid Zone of the Afrotropics ... 109
Dannelid, E.: Principal component and PLS discriminant analyses applied on skulls of European shrews of the genus *Sorex* (Mammalia, Soricidae) ... 141
Delgado, G.; siehe Hernández
Dittberner, H. & W. Dittberner: Öko-ethologische Beobachtungen am Nest der Kleinralle (*Porzana parva*) ... 27
Dittberner, W.; siehe Dittberner, H.
Gemmeke, H.; siehe Niethammer
Handwerk, J.: Die Waldohreule (*Asio otus*) in Ägypten ... 171
Hanigk, H.; siehe Speidel
Helversen, O. v. & R. Weid: Die Verbreitung einiger Fledermausarten in Griechenland ... 9
Hernández, E., M. Nogales, V. Quillis & G. Delgado: Nesting of the Manx Shearwater (*Puffinus puffinus* Brünnich, 1764) on the Island of Tenerife (Canary Islands) ... 59
Hutterer, R.: 40 Jahre „Bonner zoologische Beiträge" ... 1
Kasparek, M.: Zum Vorkommen einiger in der Türkei seltener Vogelarten ... 181
Kowalski, M. & G. Lesinski: The food of the tawny owl (*Strix aluco* L.) from near a bat cave in Poland ... 23
Krystufek, B.: Geographic variation in *Microtus nivalis* (Martins, 1842) from Austria and Yugoslavia ... 121
Krystufek, B.; siehe Tvrtkovic
Lesinski, G.; siehe Kowalski
Lis, J. A.: Studies on the Oriental Cydnidae (Heteroptera) II. Three new genera and species ... 223
Mateo, J. A.: Taxonomy and evolution of the North African ocellated lizard, *Lacerta pater* (Lataste, 1880) (Sauria: Lacertidae) ... 203
Müller, H.-G.: Shallow-water Pycnogonida from Kenya and Sri Lanka, with descriptions of three new species ... 63
Müller, H.-G.: Shallow-water Pycnogonida from Martinique, French Antilles, with description of *Nymphon macabou* n. sp. ... 277
Niethammer, J. & H. Gemmeke: Kleine Säugetiere aus römischen Brunnen des Legionslagers Oberaden, Bergkamen ... 113
Nogales, M.; siehe Hernández
Pfister, T.; siehe Wurst
Quilis, V.; siehe Hernández
Sontag, W. A. jr.: Species, class and individual characteristics in the African Wattled Starling, *Creatophora cinerea* ... 163
Speidel, W. & H. Hanigk: Revision der paläarktischen Arten der Gattung *Algedonia* (Lepidoptera, Crambidae) ... 259
Talavera, J. A.: Considerations about *Ocnerodrilus occidentalis* (Oligochaeta: Ocnerodrilidae) in the Canary Islands ... 81
Tvrtkovic, N. & B. Krystufek: Small Indian mongoose *Herpestes auropunctatus* (Hodgson, 1836) on the Adriatic Islands of Yugoslavia ... 3
Ward, D.; siehe Brown
Weid, R.; siehe v. Helversen
Wurst, E. & T. Pfister: On the biology of *Baloghella melis* Mahunka, 1963 (Acari: Acaridida: Glycyphagidae) ... 157
Zwick, P.: Systematic notes on Holarctic Blephariceridae (Diptera) ... 231
Buchbesprechungen ... 98, 287

Verzeichnis der neuen Taxa im 41. Band

Aves: Sylviidae	
Euryptila subcinnamomea ***petrophila*** Clancey n. ssp.	110
Diptera: Blephariceridae	
Blepharicera ***macropyga*** Zwick n. sp.	252
Blepharicera ***tanidai*** Zwick n. sp.	242
Blepharicera ***pusilla*** Zwick n. sp.	235
Lepidoptera: Crambidae	
Algedonia ***shafferi*** Speidel & Hanigk n. sp.	270
Heteroptera: Cydnidae	
Geopeltus Lis n. g.	226
Geopeltus ***tuberculatus*** Lis n. sp.	227
Pseudoscoparipes Lis n. g.	223
Pseudoscoparipes ***nilgiricus*** Lis n. sp.	223
Scoparipoides Lis n. g.	224
Scoparipoides ***yangi*** Lis n. sp.	226
Siphonaptera: Ceratophyllidae	
Leptopsylla algira ***vogeli*** Beaucournu n. ssp.	214
Pycnogonida: Ammotheidae	
Ammothea ***watamu*** Müller n. sp.	63
Pycnogonida: Callipallenidae	
Callipallene ***kenyensis*** Müller n. sp.	71
Pycnogonida: Nymphonidae	
Nymphon ***macabou*** Müller n. sp.	280
Pycnogonida: Phoxichilidiidae	
Anoplodactylus ***krappi*** Müller n. sp.	74

QL
1
B72z
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
MAY 2 1 1991
LIBRARIES

Band 41, Heft 1, 1990 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Die Farbtafel dieses Heftes wurde mit freundlicher Unterstützung der Firma *graphic arts*, Josephstraße 31–33, 5000 Köln 1, hergestellt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 1	S. 1—2	Bonn, März 1990

40 Jahre „Bonner zoologische Beiträge”

Unmittelbar nach dem Ende des Zweiten Weltkrieges — das Museumsgebäude ist weitgehend unbeschädigt — tragen die Nachfolger Alexander Koenigs sich mit der Absicht, eine umfassende zoologische Zeitschrift zu gründen, in der systematische und faunistische Arbeiten ihren festen Platz haben sollen; ein Plan, den der Museumsgründer angeblich schon 1936 verfolgte, der aber am Ausbruch des Krieges und Koenigs Tod 1940 scheiterte. Die Aussichten für die Gründung wissenschaftlicher Zeitschriften sind in der Zeit des Wiederaufbaus äußerst gering, auch wenn auswärtige Fachkollegen das Projekt von Anfang an unterstützten. Durch intensive Verhandlungen, vor allem geführt von Heinrich Wolf, gelingt es, das Kultusministerium von Nordrhein-Westfalen von dem Vorhaben zu überzeugen und die notwendige Finanzierung zu sichern. So kann am 25. August 1950 das erste Heft des ersten Jahrgangs der „Bonner zoologischen Beiträge ” mit einem Umfang von 96 Seiten erscheinen. Als Herausgeber zeichnet das Zoologische Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, mit Prof. Dr. Adolf von Jordans und Dr. Heinrich Wolf verantwortlich; Schriftleiter ist Dr. Günther Niethammer. Die ersten beiden Bände werden im Comel Verlag in Köln verlegt, danach erscheint die Zeitschrift bis heute im Selbstverlag des Museums in Bonn.

Die Konzeption der neugeschaffenen Zeitschrift ist von Anfang an breiter als die der meisten Museumszeitschriften; schon das erste Heft ist „der Förderung der Systematik, Tiergeographie, Ökologie und aller sie berührenden Gebiete der Zoologie gewidmet.” Das Konzept findet Anklang bei in- und ausländischen Fachkollegen, so daß in der Folge viele wichtige, ja zum Teil wegweisende Beiträge veröffentlicht werden können. Da die Redaktion 29 Jahre lang in den Händen von Ornithologen liegt (1950—1973 G. Niethammer, 1974—1979 H.-E. Wolters), ist die Vogelkunde besonders stark vertreten; in diesem Zeitraum erscheinen wichtige Arbeiten über Verbreitung, Verhalten, Biologie und Evolution paläarktischer, afrikanischer und neotropischer Vögel; als nur ein Beispiel sei genannt: „Die warmen Feuchtluftwüsten Perus, eine Einteilung in Lebensstätten unter besonderer Berücksichtigung der Vögel” (1953). Auch mitteleuropäische Säugetiere sind von Beginn an Thema namhafter Autoren; ab 1956 kommen Berichte über afrikanische Säuger hinzu, ein Trend, der dann zunimmt und bis heute anhält. 1960 erscheint als Sonderheft „Berichte und Ergebnisse von Markierungsversuchen an Fledermäusen in Deutschland und Österreich”, welches die Fledermauskunde nachhaltig stimuliert. Eine im selben Jahr abgedruckte Studie über „Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes” wird für eine ganze Generation zum Vorbild für die monographische Bearbeitung einer regionalen Säugetierfauna. Die erfolgreiche Darstellung monographischer Themen führt 1970 zur Gründung einer zweiten Publikationsreihe unter dem Namen „Bonner zoologische Monographien”. Mit der Einrichtung neuer Abteilungen im Museum Koenig im Jahr 1951 (Herpetologie) und 1954 (Ichthylogie) nimmt auch die Zahl von Publikationen aus diesen Disziplinen zu.

Der wissenschaftliche Beitrag des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums A. Koenig zur Entomologie ist wesentlich geprägt von taxonomischen Arbeiten an der bedeutenden China-Sammlung des Museums, welche 1936 durch Schenkung und später durch Ankauf erworben wird. Es werden aber auch biologische und ökologische Studien an verschiedenenen Insektengruppen zum Druck eingereicht.

Spätere Wechsel in der Schriftleitung (1980—1984 H. Ulrich, seit 1985 R. Hutterer) bringen Änderungen im Erscheinungsbild und im Themenspektrum der Zeitschrift mit sich. Die Ornithologie ist nun nicht mehr so dominierend wie früher, aber Afrika ist nach wie vor der geographische Schwerpunkt vieler Beiträge.

Einige Zahlen seien zum Abschluß genannt. Die bisher erschienenen 40 Bände mit 5 Sonderheften haben einen Gesamtumfang von 15 883 Seiten, und sie enthalten 1007 wissenschaftliche Aufsätze von 576 Autoren. Unter anderem wurden darin 989 Gattungen, Arten oder Unterarten erstmalig der Wissenschaft bekanntgegeben. Bereits der erste Band enthielt einen Aufsatz in englischer Sprache; heute macht der Anteil fremdsprachiger Beiträge mehr als die Hälfte aus. Die Zeitschrift wird gegenwärtig (1989) von rund 300 Fachbibliotheken im In- und Ausland bezogen. Das rege Interesse, welches den „Bonner zoologischen Beiträgen" weltweit als Publikationsforum entgegengebracht wird, zeigt, daß das Konzept der Gründer sich bewährt und auch heute noch seine Berechtigung hat.

R. Hutterer

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 1	S. 3—8	Bonn, März 1990

Small Indian mongoose *Herpestes auropunctatus* (Hodgson, 1836) on the Adriatic Islands of Yugoslavia

Nikola Tvrtković & Boris Kryštufek

Abstract. Seven mongooses from three Adriatic islands of Yugoslavia were examined. They were shown to belong to *Herpestes auropunctatus*. The history of their introduction since 1910, present distribution and biological remarks are given. The Adriatic population of *H. auropunctatus* is the only one of its kind in Europe.

Key words. Mammalia, Viverridae, *Herpestes auropunctatus*, Yugoslavia, identity, distribution, status.

Introduction

Two species of mongooses, genus *Herpestes*, are reported for Europe in the current literature. *H. ichneumon* is a native of Spain and Portugal (Miller 1912; Niethammer 1963; Corbet 1978) while *H. edwardsi* was introduced to Italy around 1960 (Toschi 1965; Corbet & Ovenden 1980). The identity of mongooses introduced to Dalmatia at the beginning of the century remains unclear. They are found under different names in the literature: *Mungos mungo* (Anonymous 1927, 1959; Fink 1960), *Mungo mungo* (Dubac 1961; Maričić-Brusina 1964), and *Herpestes mungo* or *H. griseus* (Hirtz 1927a, 1927b). In the more recent mammalogical papers they are reported as *H. ichneumon* (Van den Brink 1957; Niethammer 1963; Mirić 1970; Corbet 1978; Corbet & Ovenden 1980; Osborn & Helmy 1980; Görner & Hacketal 1987) or *H. edwardsi* (Djulić and Tortić 1960 — with a question mark; Toschi 1965; Van den Brink 1972). Only Tvrtković (1982) ascribed them to *H. auropunctatus*. The aim of the present article is to clarify the identity of mongooses introduced to Adriatic islands and briefly elaborate the history of introduction and actual distribution.

Material and Methods

We examined 7 mongooses from three Adriatic islands. The material is stored in the Croatian Natural History Museum (HPM) and Natural History Museum of Slovenia (PMS). Comparative material of *Herpestes auropunctatus*, *H. edwardsi*, *H. sanguineus*, *H. javanicus*, and *H. pulverulentulus* was examined in the Naturhistorisches Museum Wien (NMW). Skull measurements published by Harrison (1968) and Osborn & Helmy (1980) were used for comparison.

External measurements were recorded from the specimen labels. Cranial measurements were taken by a dial caliper to the nearest 0.1 mm. The definitions and symbols of the measurements were a follows: HB — head and body length; TL — tail length; HF — hind foot length; E — ear length; CB — condylobasal length; ZB — zygomatic breadth; IC — interorbital constriction; BB — braincase breadth; ML — mandible length; MTR — maxillary tooth row length. Measurements are given in mm.

Specimens examined: Yugoslavia: HPM 1081, 1 ♂, Mljet Is., July 1959; HPM 1602, 1 sex?, Mljet Is., June 1950; HPM 1603, 1 ♀, Mljet Is., 1959; HPM 1784, 1 ♂, Lumbarda, Korčula Is., January 1, 1985; HPM 1785, 1 ♀, Lumbarda, Korčula Is., January 11, 1985; HPM 1786, 1 ♀, Hvar Is., March 4, 1988; PMS 5437, 1 ♂, Blato, Korčula Is., April 12, 1987.

Comparative material of *H. auropunctatus*: NMW B 2204, 1 juv., Islamabad, Kashmir, India, 1867; NMW 22171, 1 ♂, Baghdad, Iraq, August 1910; NMW 1173, 1886, B 5197, 3 ♂, no locality (Tiergarten Schönbrunn, Wien), from 1897 to 1939.

Results and Discussion

Identity of mongooses from the Adriatic Islands

The examined mongooses from the islands of Mljet, Korčula and Hvar belong to a smaller species of the genus *Herpestes*. The colour and shape of the tail, the dimensions and shape of the skull, bullae tympani in particular (Fig. 1), revealed no similarity either to *H. ichneumon* or *H. edwardsi*. On the basis of the dimensions (Table 1) our material appeared identical with the NMW specimens of *H. auropunctatus*. In addition, our specimens could not be identified with any of the 14 species of the genus *Herpestes* listed by Corbet & Hill (1980) except with *auropunctatus*. This is in accordance with recently discovered data in an official account (only an official copy is preserved) in the Archives of Croatia, Zagreb. According to this Z. Levičnik from Zadar on October 19th, 1913 reported an introduction of "*Cherpes(s)es palli(du)s*", now (Corbet 1978) *Herpestes auropunctatus pallipes* (Blyth 1845), i. e. a species otherwise distributed in Afghanistan and western India.

Table 1: External and skull measurements in mm of *Herpestes auropunctatus* in Yugoslavia compared to specimens from NMW and Harrison (1968). See text for abbreviations.

			HB	TL	HF	E	CB	ZB	IC	BB	ML	MTR
HPM 1081	Mljet Is., Yugoslavia	♂	—	—	—	—	61.7	31.6	10.7	24.3	37.0	22.0
HPM 1602	Mljet Is., Yugoslavia	—	—	—	—	—	58.9	28.2	9.9	22.7	—	—
HPM 1603	Mljet Is., Yugoslavia	♀	390	210	48	20	—	—	—	—	—	—
HPM 1784	Korčula Is., Yugoslavia	♂	291	261	48	26	63.1	31.6	10.7	23.9	40.6	22.6
HPM 1785	Korčula Is., Yugoslavia	♀	272	241	45	24	—	30.1	10.6	—	39.2	21.6
HPM 1786	Hvar Is., Yugoslavia	♀	287	234	45	23	59.0	28.6	10.0	21.5	38.4	22.1
PMS 5437	Korčula Is., Yugoslavia	♂	315	250	51	21.4	62.2	32.8	11.4	24.4	40.1	22.0
NMW B2204	Islamabad, Pakistan	—	—	—	—	—	—	—	11.2	—	38.4	22.2
NMW 21171	Bagdad, Iraq	♂	260	220	47	21	58.2	27.1	10.2	22.3	37.5	22.2
NMW 1173	no exact locality	♂	—	—	—	—	62.9	31.4	11.5	22.1	42.0	22.1
NMW 1886	no exact locality	—	—	—	—	—	60.7	—	—	—	39.7	22.4
NMW B5197	no exact locality	♂	320	240	56	17	64.9	33.7	12.4	23.6	44.2	23.3
Harrison 1968	Iraq	—	298	247	51.6	24.3	60.8	29.6	10.4	21.8	38.4	22.2
Harrison 1968	Iraq	—	274	237.5	49.3	23.7	58.8	28.3	10.5	22.2	37.5	21.8
Harrison 1968	Iraq	—	283.5	227.1	45.6	25.2	58.6	28.8	10	20.9	36	21.3
Harrison 1968	Iraq	—	269	221	43.7	23	55.5	27.5	9.8	20.3	34.2	20.8
Harrison 1968	Iraq	—	245	220	45.8	19.8	—	—	—	—	—	—
Harrison 1968	Iraq	—	—	—	—	—	54.8	25.9	11.8	20.5	34	20.3
Harrison 1968	no exact locality	—	—	—	—	—	60.6	31	11.2	21.8	38.2	22.2
Harrison 1968	no exact locality	—	—	—	—	—	—	—	—	—	38.7	22.2

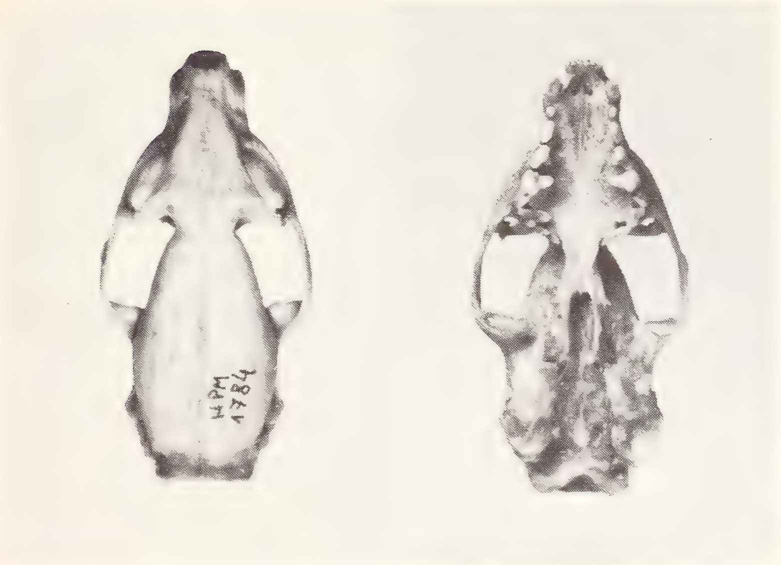


Fig. 1: Skull of *Herpestes auropunctatus* (adult male) from Korčula island, Yugoslavia.

History of introduction and biological remarks

Due to a large number of horned vipers (*Vipera ammodytes*) populating the Island of Mljet it was known as the "island of snakes" at the beginning of the century. To exterminate the said venomous snakes, the Austro-Hungarian Imperial and Royal Ministry of Agriculture purchased 12 mongooses in 1910. The first approximate data on the introduction were published by Baničević (1926, 1927), a parish priest from Korčula Is. The mongooses were discussed at the same time in a popular Croatian magazine "Priroda" by Tiozzo (1927) and Petković (1927); their data, however, differ from those of Baničević (1927). Thus, until a recent search through the official files of the Austro-Hungarian authorities kept in the Archives of Croatia at Zagreb referring to the period between 1910 and 1916, no reliable details were known as to the origin of mongooses, the number of specimens introduced, and time when they were first brought to Mljet Is. The examined official papers include a pedantic report on the transportation of the animals to the islands, their food and health condition, as well as observations of the animals on their release and measures taken to ensure an undisturbed growth of the population.

The mongooses purchased in India were shipped to Trieste and then transported to the town of Korčula (Korčula Is.) on July 13th, 1910. They were taken over by Karl Najedly, a senior forestry inspector, who was made personally responsible for their introduction. After a period of quarantine and acclimatization during which they were under constant veterinary control, 11 specimens, 7 males and 4 females, were released at the source of the stream Vodice (Babino polje — Sobra), Mljet Is. (point 1 in Fig. 2), on August 26th, 1910. On August 31st, 1910 a specimen was already noticed in the locality Soline, Govedjari (point 2), 17 km away from the place of release. In September 1911 a female and her young were seen at Porto Poma (point 3). Unfortunately, World War I put an end to further observations.

On Mljet Is. the small Indian mongoose multiplied quite quickly while justifying its reputation as the best snake killer of its genus (Niethammer 1963). Nowodays, snakes are very rare on Mljet Is. (personal observation) even though Mljet and the neighbouring islands are known for 10 snake and 6 lizard species. Since World War II the horned viper is no longer known on Mljet Is., whereas it still lives on the islands where the mongoose was introduced later. A rapid decrease in the number of snakes and large numbers of mongooses on Mljet Is. after 1920 led to a gradual depopulation of mongooses and their planned introduction onto other islands and the mainland.

Between 1921 and 1927 mongooses were repeatedly introduced onto the Peninsula of Pelješac, namely to the vicinity of Trpanj (point 4 in Fig. 2), Orebić (point 5) and Janjina (point 6; Anonymous 1927; Baničević 1927; Petković 1927; Joković 1927). On Korčula Is. they were introduced in the vicinity of the towns of Korčula (point 7) and Vela Luka (point 8; Joković 1927). Mongooses were brought to Brač Is. about 1926; in 1929 they were observed at Bol (point 9). In 1936 a specimen was caught at Sutivan (point 10; Tresić-Pavičić 1936). Later on attempts seem to have been made to introduce mongooses also onto the other Adriatic islands and the continent, but their introduction was prevented on the Brioni Islands in the northern Adriatic Sea (A. Sabadi, personal communication). The animals released in the vicinity of Mostar, Herzegovina (point 11) soon perished according to oral statements of local hunters. They were also introduced on Golem Grad, an isle of less than 1 km² , situated in Prespansko ezero (a lake in Macedonia not shown in Fig. 1). The origin of these specimens and their later fate, however, was unknown (S. Petkovski, personal communication). Tiozzo (1927) observed that cooler winters with temperatures below —2° increase the mortality of mongooses. In small stock populations this probably represents a limiting factor of their survival and distribution on the continent. The population on Mljet Is. itself reveals considerable fluctuations. Thus, for instance, around the year 1961 Kumerloeve could not state whether mongooses lived on Mljet Is. at all (Niethammer 1963).

Up to 1936 the mongooses must have lived on the Peninsula of Pelješac and the islands of Mljet, Korčula, and Brač. No recent data on their presence is available on Brač while they are frequent on Mljet Is. (personal observations), Korčula Is. (F. Kršinić, personal communication) and the Peninsula of Pelješac (M. Miljanić, personal communication). About 1970 the mongoose was introduced onto Hvar Is. where it is now quite frequent (B. Borčić, personal communication).

On the islands the mongoose is harmful to the wild fowl so that hunting organizations endeavour, rather unsuccessfully, to exterminate it. The damage caused by the mongoose to vegetables, figs, grapes, and poultry as well as to the wild fowl has been reported by different authors (Anonymous 1927; Leontić 1928; Vuković 1949) and natives (personal communications). According to Tresić-Pavičić (1936), J. Mateljan, a merchant from Sumartin, Brač Is., sold about 100 mongooses from Mljet Is. to Venezuela around 1926. Thus, a part of the present American population of *H. auropunctatus*, populating the Caribbean Islands and northeastern South America

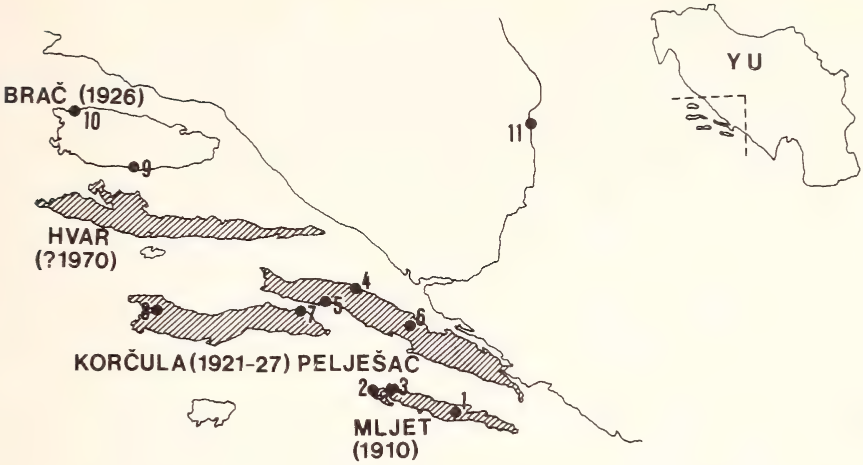


Fig. 2: Present distribution (hatched) of *Herpestes auropunctatus* in Yugoslavia. The year of introduction is given in brackets for each region. See text for identifying numbers of localities.

probably descends from the specimens from Mljet Is. The population of *H. auropunctatus* of Dalmatia is now the only one of its kind in Europe.

The Adriatic islands onto which the mongoose has been introduced are populated by the following mammals: *Erinaceus concolor*, *Crocidura suaveolens*, *Rattus rattus frugivorus*, *Apodemus mystacinus* (Mljet, Korčula), *Apodemus sylvaticus* (Korčula, Brač, Hvar), *Mus domesticus*, *Eliomys quercinus* (Hvar), *Glis glis* (Djulić & Tvrtković 1979; Kryštufek & Tvrtković 1988), *Canis aureus* (Korčula; Kryštufek & Tvrtković, in press), and *Martes foina*.

On the island of Mljet, remnants of mongoose were found in the pellets of the eagle owl (*Bubo bubo*). Since this owl is quite common on the Adriatic islands we can expect it to be an important predator of the small Indian mongoose.

Acknowledgements

We thank Dr. Kurt Bauer and Dr. Friederike Spitzenberger (Naturhistorisches Museum Wien) for access to the collection and for help with the literature.

Zusammenfassung

Sieben Ichneumons von drei Inseln in der Adria wurden untersucht. Alle gehören der Art *Herpestes auropunctatus* an. Die Geschichte ihres Ansiedelns vom Jahre 1910 an, die jetzige Ausbreitung und die Wahrnehmungen über ihre Biologie werden behandelt. Die auf den adriatischen Inseln lebende Population von *H. auropunctatus* ist die einzige dieser Art in Europa.

References

Anonymous (1927): Mungo na otoku Mljetu. — Priroda, Zagreb 17: 137.

Anonymous (1959): Ihneumon. — Enciklopedija leksikografskog zavoda 3. Leksikografski zavod FNRJ, Zagreb.

Baničević, N. (1926): Otok Mljet u Dalmaciji. — Svijet I, No. 22, Zagreb.

— (1927): Mungo na otoku Mljetu (Pismo don Nika Baničevića, župnika u Lumbardi na otoku Korčuli). — Priroda, Zagreb 17: 186—187.

Corbet, G. B. (1978): The Mammals of the Palaearctic Region (A Taxonomic Review). — British Museum (Nat. Hist.), London.

— & J. E. Hill (1980): A World List of Mammalian Species. — British Museum (Nat. Hist.), London.

— & D, Owenden (1980): The Mammals of Britain and Europe. — Collins, London.

Dubac, M. (1961): Mungosi s Mljeta na filmu. — Priroda, Zagreb 48: 251—251.

Dulić, B. & M. Tortić (1960): Verzeichnis der Säugetiere Jugoslawiens. — Säugetierkd. Mitt. 8: 1—12.

— & N. Tvrtković (1979): On Some Mammals from the Centraladriatic and Southadriatic Islands. — Acta biol., Prirodoslovna istraživanja, Zagreb 8/1—10 (43): 15—35.

Fink, N. (1960): Fauna. — In: Enciklopedija Jugoslavije, Leksikografski zavod FNRJ, Zagreb.

Görner, M. & H. Hacketal (1987): Säugetiere Europas. — Neumann Verlag, Leipzig.

Harrison, D. L. (1968): The Mammals of Arabia, II. — Ernest Benn, London.

Hirtz, M. (1927a): Editor's note. — Priroda, Zagreb 17: 107—108.

— (1927b): Zmije na poluotoku Pelješcu. — Priroda, Zagreb 17: 54.

Joković, R. (1927): Mungo na otoku Mjetu i na poluotoku Pelješcu. — Priroda, Zagreb 17: 226—227.

Kryštufek, B. & N. Tvrtković (1988): Insectivores and Rodents of the Central Dinaric Karst of Yugoslavia. — Scopolia, Ljubljana 15: 1—59.

— & — (in press): Variability and identity of the Jackals (*Canis aureus*) of Dalmatia. — Annaln naturh. Mus. Wien.

Leontić, L. (1928): Prepodardjanje Dalmacije. — Lovačko ribarski vjesnik, Zagreb 37: 233—234.

Marčić-Brusina, L. (1964): Flora i fauna naših otoka. — Priroda, Zagreb 51: 125—126.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. — British Museum (Nat. Hist.), London.

Mirić, D. (1970): Ključi za določevanje živali. Sesalci — Mammalia. — Inštitut za biol. Univerze v Ljubljani. Ljubljana.

Niethammer, G. (1963): Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa. — Paul Parey, Hamburg.

Petković, I. M. (1927): Mungo na otoku Mljetu (Pismo don Iva M. Petkovića, župnika u Babinom Polju, na otoku Mljetu). — Priroda, Zagreb 17: 188.

Tiozzo, J. (1927): Mungo na Mljetu (Pismo Josipa Tiozza, učitelja u Dubrovniku). — Priroda, Zagreb 17: 187.

Toschi, A. (1965): Fauna d'Italia. Mammalia. — Edizioni Calderini, Bologna.

Tresić Pavičić, A. (1936): Mungos na otoku Braču. — Priroda, Zagreb 26: 60—61.

Tvrtković, N. (1982): Riki-tiki-tavi u Jugoslaviji. — Priroda, Zagreb 71 (1): 29—30.

Van den Brink, F. H. (1957, 1972): Die Säugetiere Europas. — Paul Parey, Hamburg.

Vuković, A. (1949): Mungosi na otoku Korčuli. — Lovački vjesnik, Zagreb 58 (8/9): 140.

Nikola Tvrtković, Croatian Natural History Museum, Demetrova 1, YU-41000 Zagreb; Boris Kryštufek, Slovene Museum of Natural History, Prešernova 20, YU-61000 Ljubljana.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 1	S. 9—22	Bonn, März 1990

Die Verbreitung einiger Fledermausarten in Griechenland

Otto v. Helversen & Roland Weid

Abstract. New distributional records from the mainland of Greece are presented for some bat species which up to now had been mentioned from Greece only a few times or not at all. *Myotis daubentoni* is distributed in Northern Greece and seems to have its southern limit with the 40. degree of latitude. *Myotis nattereri* is found from Northern Greece south to the Peloponnesos. *Myotis bechsteini* prefers river-side Platanus woodlands at lower altitudes. *Pipistrellus nathusii* is a common winter visitor (from August to April) in Greece. *Nyctalus leisleri* and *N. lasiopterus* both are not so rare in Greece as assumed before; in both species males strongly predominate in our records. Possibly reproduction occurs farther north, and Greece serves mainly as a summer residence for males, and as a courtship and wintering area for both sexes. *Barbastella barbastellus* has been recorded from two localities in Middle Greece (Fthiotis). *Plecotus auritus* seems to be regularly distributed in the higher mountain forests of Greece.

Key words. Chiroptera, Greece, distribution.

Einleitung

Über die Fledermausfauna Griechenlands ist im Vergleich mit anderen Ländern Europas nur sehr wenig bekannt. Einen Überblick gibt die Dissertation von Iliopoulou-Georgoudaki (1977). Eine kritische Sichtung älteren Materials enthalten die Arbeiten von Laar & Daan (1964), Niethammer (1962) und Pieper (1966, 1977, 1978), aber eine vollständige wertende Zusammenstellung fehlt bisher.

Da wir in den letzten zehn Jahren — vor allem im Rahmen von Untersuchungen zur Echoortung von Fledermäusen bei ihrem Jagdflug im Freiland (siehe Weid & v. Helversen 1987) ein umfangreiches Material an Beobachtungen gesammelt haben, möchten wir im folgenden unsere Daten über die Verbreitung der folgenden noch nicht oder nur wenige Male in Griechenland nachgewiesenen Arten bekanntgeben: *Myotis nattereri*, *M. bechsteini*, *M. daubentoni*, *Pipistrellus nathusii*, *Nyctalus leisleri* und *N. lasiopterus*, *Barbastella barbastellus* und *Plecotus auritus*. Beobachtungen zur Verbreitung von *Vespertilio murinus* wurden bereits von Weid (1988) mitgeteilt.

Methode

Der größte Teil der beobachteten Tiere wurde in Japannetzen gefangen. Da Fledermäuse beim Jagdflug Japannetze im allgemeinen orten können, waren solche Stellen zum Fang geeignet, an denen die Tiere ihre Flugrouten bereits aus Erfahrung kannten, vor allem Wasserstellen, Schneisen in der Vegetation oder Höhleneingänge. Die gefangenen Tiere wurden sofort nach dem Fang bestimmt, vermessen und wieder freigelassen.

Ergebnisse

Myotis bechsteini (Kuhl, 1817)

Diese in Griechenland bisher nicht nachgewiesene Art konnten wir an sechs verschiedenen Lokalitäten fangen (s. Abb. 1):

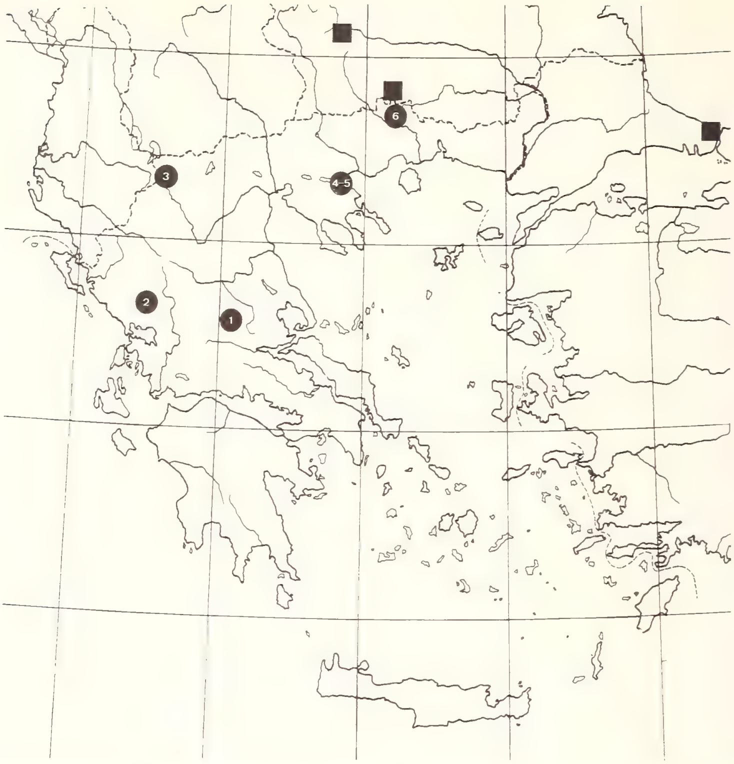


Abb. 1: Fundpunkte von *Myotis bechsteini* in Griechenland. Kreise: eigene Fundpunkte, Numerierung s. Text; Quadrate: Fundpunkte aus der Literatur.

(1) Bachtal bei Loutropigi (Nomos Karditsa); am 19. 5. 1989 1 ♀ (Heller, Nemeth).
(2) Mittellauf des Louros zwischen Vouliasta und Panagia; am 7. 8. 1978 6 Ex. (3 ♀ mit 3 Jungtieren) in einem als Ziegenstall genutzten Bunker. Am 11. 8. 1979 hielt sich dieselbe kleine Wochenstube, diesmal 3 ♀ mit 2 juv., an derselben Stelle auf (Heller, Volleth).
(3) Ladopotamos (n. Kastoria) beim Dorf Gavros; am 17. 8. 1988 1 ♂ im Japannetz über dem Bach.
(4) Platanenhain am Volvi-See bei Rendina; am 17. 8. 1985 1 ♂ im Japannetz.
(5) Platanenwald nordwestlich Stavros (Chalkidike); am 10. 9. 1983 1 ♀ im Japannetz über dem Bach.
(6) Nebenflüßchen des Nestos unterhalb Loutra Thermia nördlich Paranestion am 20. 6. 1987; 1 ♀ ad., Japannetzfang über einer Lichtung (Liegl, Meschede, Weber).

Die Bechsteinfledermaus ist in Jugoslawien zwar nur im Norden nachgewiesen (Dulic 1960, Miric 1959), in Bulgarien aber an mehreren Stellen, u. a. im Rila-Gebirge (Hanak & Josifov 1959) und in den bulgarischen Rhodopen (Horacek et al. 1974). Kahmann (1962) fand die Art in der europäischen Türkei bei Istanbul. Ein neuer Fund in der Südtürkei bei Antalya (v. Helversen 1989) zeigt, daß das Verbreitungsgebiet dieser Art in Anatolien noch weit in den Süden reichen muß.

Myotis bechsteini ist als eine Fledermausart bekannt, die lichte Laubwälder bevorzugt. In Griechenland scheint sie auch flußbegleitende Platanenauen (Fundorte

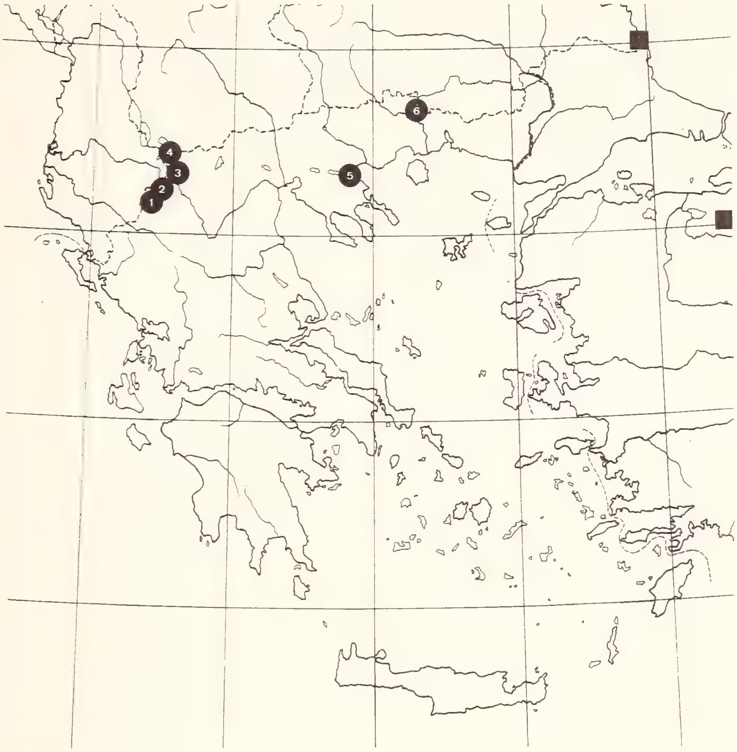


Abb. 2: Fundpunkte von *Myotis daubentoni* in Griechenland. Kreise: eigene Fundpunkte, Numerierung s. Text; Quadrate: Fundpunkte aus der Literatur.

1—5) anzunehmen. Diese Fundorte liegen in den Tälern, z. T. fast auf Meereshöhe. Nur der Fund (6) in den Rhodopen weist darauf hin, daß die Art auch die Laubwaldstufe der Gebirge besiedelt.

Myotis daubentoni (Leisler in Kuhl, 1817)

Horacek et al. (1974) referierten die Verbreitung der Art in Bulgarien.

Wir selbst konnten die Wasserfledermaus an verschiedenen Punkten in Nordgriechenland feststellen (s. Abb. 2):

(1) Grammos-Gebirge, Bergsee im Buchenwald unterhalb des Epano Arena; am 24. 8. 1987 1 ♂ im Japannetz am Seeufer.
(2) Grammos-Gebirge, Oberlauf des Aliakmon unterhalb des Dorfes Pevkos; am 21. 8. 1982 1 ♂ im Japannetz über dem Fluß und am 22. 8. 1987 ein weiteres ♂.
(3) Ladopotamos (n. Kastoria), beim Dorf Gavros; am 17. 8. 1988 1 ♂, 1 ♀ im Japannetz.
(4) Prespa-See, Bucht westlich Psarades: Am 15. und 18. 8. 1987 beobachteten wir Hunderte von Wasserfledermäusen nachts über dem See jagend und fingen insgesamt 21 Tiere an Brandungshöhlen im Japannetz; am 3. und 14. 8. 1988 ergab sich dasselbe Bild, weitere 42 Tiere wurden an Höhleneingängen im Japannetz gefangen. Die Tiere haben ihre Tagesverstecke in den kleinen Auswaschungen in den Decken und Wänden der Bran-

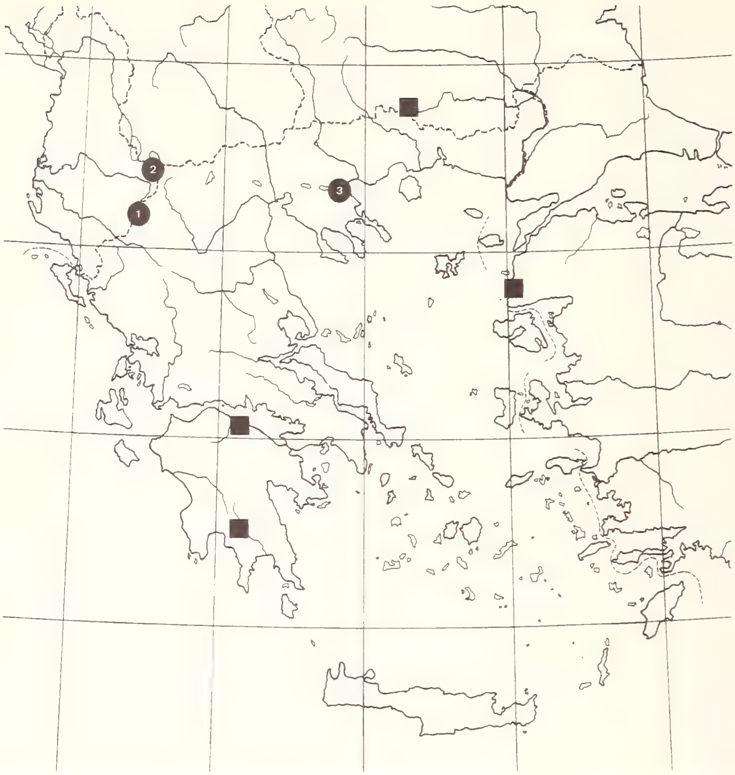


Abb. 3: Fundpunkte von *Myotis nattereri* in Griechenland. Kreise: eigene Fundpunkte, Numerierung s. Text; Quadrate: Fundpunkte aus der Literatur.

dungshöhlen, wo ohne Zweifel auch ihre Wochenstuben liegen, da Anfang August zahlreiche Jungtiere zu beobachten waren. Auch Benk (in litt.) konnte bei Mikrolimni am 23. 7. 1988 20 Tiere mit Jungtieren beobachten.

(5) Platanenhain und Bach zwischen Rendina und Stavros (Chalkidike); am 5. 4. 1983 entdeckten wir hier das Vorkommen von *M. daubentoni* und konnten zwischen 1983 und 1988 hier an 13 Tagen zahlreiche Wasserfledermäuse beobachten und fangen.

(6) Rhodopen, Arkoudorema unterhalb Dipotama; am 30. 8. 1987 und am 2. 9. 1987 je 1 ♂ im Japannetz.

Wahrscheinlich markieren diese Fundpunkte in etwa die südliche Verbreitungsgrenze der Art, denn obwohl sich die Wasserfledermaus relativ leicht in Japannetzen fangen läßt, haben wir sie bisher weiter südlich nicht bemerkt. Neben den Massenvorkommen am Prespa-See ergaben sich also vor allem Einzelfunde in den nordgriechischen Gebirgen, sowohl an stehenden als auch an fließenden Gewässern. Aus dem Rahmen fällt das Vorkommen am Ausfluß des Volvi-Sees zwischen Rendina und Stavros, da die dort lebende Population annähernd auf Meereshöhe lebt. Die Tiere der Population von Stavros sind im Mittel signifikant kleiner als die Population vom Prespa-See: Unterarm-Länge bei Stavros, ♂: $x = 36.0 \pm 0.96$ mm (N = 14), ♀: $x = 36.4 \pm 1.17$ mm (n = 49), in dem nord-westlichen Gebirge, ♂: x = 36.9 ± 0.96 mm (n = 31), ♀: x = 37.6 ± 1.14 mm (n = 37). Ähnliche Größenunterschiede zwischen montanen und küstennahen Populationen bestehen anscheinend auch in der Türkei (v. Helversen 1989), wo die Art bisher ebenfalls nur nördlich des 40. Breitengrades nachgewiesen wurde.

Myotis nattereri (Kuhl, 1818)

Wenn man von einem nicht sicher bestimmbaren Schädelfragment absieht, das Niethammer (1962) in einem Schleiereulengewölle auf der Insel Korfu fand, war die Fransenfledermaus bisher nur von Issel in Griechenland nachgewiesen worden (vgl. Horacek & Hanak 1984), und zwar fand Issel am 9. 8. 1964 eine Wochenstube in einer senkrechten Felsspalte bei Akrata (Nordküste der Peloponnes) und am 20. 8. 1971 einige Tiere in der Mauerspalte eines Gebäudes in Mistras (Sparta-Südpeloponnes; Issel mdl.).

Wir haben Fransenfledermäuse bisher nur an drei Stellen in Nordgriechenland gefunden (s. Abb. 3):

(1) Grammos-Gebirge; Bergsee im Buchenwald unterhalb des Epano Arena, am 24. 8. 1987 1 ♂ im Japannetz am Südufer.
(2) Prespa-See, Bucht westlich Psarades; am 3. 8. 1988 nachts 2 ♀ in einer Brandungshöhle einfliegend.
(3) Platanenwald bei Stavros (Chalkidike); am 5. 4. 1983 flog 1 ♂ nachts in eine Felshöhle.

Horacek et al. (1974) fanden die Art in den bulgarischen Rhodopen unmittelbar an der griechischen Grenze. Horacek & Hanak (1984) erwähnen sie aus dem Nordwesten der Türkei. Wahrscheinlich ist die Fransenfledermaus zwar in ganz Griechenland verbreitet, aber relativ selten.

Pipistrellus nathusii (Keyserling & Blasius, 1839)

Die Rauhhautfledermaus galt bisher in Griechenland als selten. Zusätzlich zu den insgesamt vier bei Iliopoulou-Georgoudaki (1977, 1985), Pieper (1978) und Strelkov (1969) genannten Fundpunkten konnten wir sie noch an 15 weiteren Stellen nachweisen (s. Abb. 4):

(1) Kiefernwald bei Varda (zwischen Pirgos und Patras); am 22. 4. 1984 1 ♂ im Japannetz. Am 5. 4. 1986 Fang dreier ♀ an einem Felsquartier.
(2) Am 3. 4. 1962 in der Stadt Mesolongion 1 ♀ (vgl. Pieper 1978).
(3) Am Oberlauf des Aliakmon bei Pevkos (östlich Kastoria) am 20. 8. 1982 1 ♂ im Japannetz gefangen.
(4) Am Oberlauf des Aliakmon bei Nestorion (östlich Kastoria) am 21. 8. 1987 1 ♂ im Japannetz.
(5) An der Steilküste des Prespa-Sees bei Psarades 1 ♂ am 18. 8. 1987 und am 3. und 14. 8. 1988 9 ♂ mit dem Japannetz gefangen.
(6) Vernon-Gebirge (Bigla); am 16. 8. 1982 1 ♂, am 10. 8. 1987 4 ♂, am 12. 7. 1988 2 ♂ (Heller), am 29. 7. 1988 1 ♂ im Japannetz.
(7) Aliakmon-Delta; 1 ♀ am 10. 4. 1984 in einer Spalte eines verfallenen Hauses unmittelbar bei der Mündung.
(8) Loudias-Delta; je 1 ♂ am 3. 4. 1983 unter einem Dachbalken und am 7. 4. 1984 unter der Dachpappe eines verfallenen Hauses ca. 1 km oberhalb der Mündung. Am 3. 4. 1983 1 ♀, am 19. 4. 1983 7 ♀, 1 ♂ und am 7. 4. 1984 4 ♀, 1 ♂ beim Ausflug aus dem Spaltquartier in einer Kirche unmittelbar an der Mündung des Loudias.
(9) Axios-Delta; 3 ♂, 5 ♀ am 12. 10. 1988 im Hohlblockstein einer Hütte.

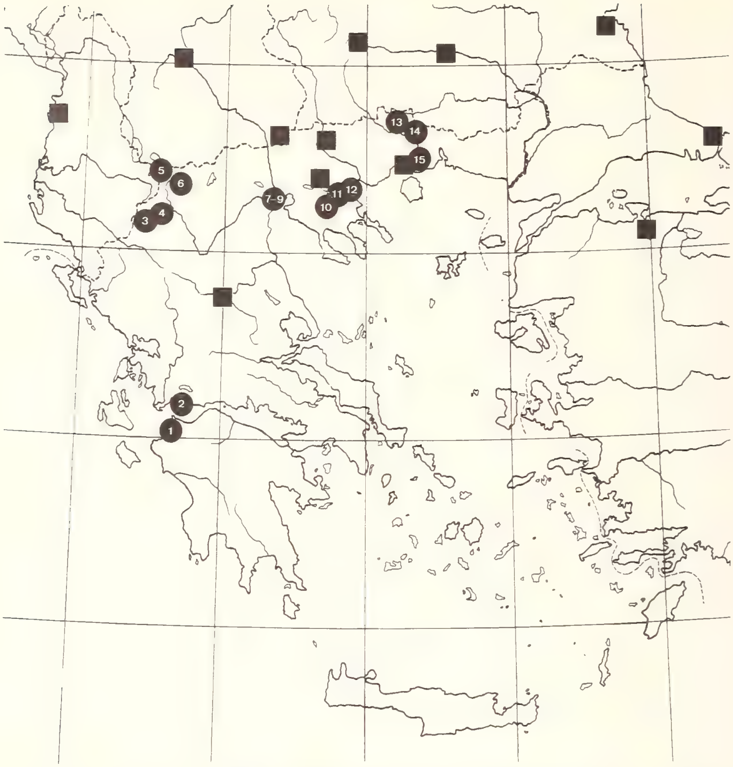


Abb. 4: Fundpunkte von *Pipistrellus nathusii* in Griechenland. Kreise: eigene Fundpunkte, Numerierung s. Text; Quadrate: Fundpunkte aus der Literatur.

(10) Marathousa, ca. 10 km südlich des Volvi-Sees; an einem Bachlauf wurden mit dem Japannetz 1 ♂ am 31. 7. 1982 (Heller, Volleth), am 3. 8. 1982 2 ♂, am 4. 8. 1982 2 ♂ und am 20. 6. 1984 1 ♂ gefangen.
(11) Platanenhain bei Rendina; zwischen 1983 und 1988 zahlreiche Beobachtungen an mehreren Orten aus den Monaten August bis Oktober, so z. B. im September/Oktober 1987 24 ♂ und 8 ♀ und im September/Oktober 1988 43 ♂ und 30 ♀.
(12) Bunker bei Stavros; 1 ♂ am 14. 8. 1979 im Bunkerdurchgang mit dem Japannetz gefangen (Heller, Volleth); mind. 8 Rauhhautfledermäuse überwinterten am 28. 12. 1984 in verschiedenen Spalten des Bunkers, darunter 1 ♂, 1 ♀.
(13) Umgebung von Paranestion; am 20. 10. 1988 1 ♂ ca. 15 km nördlich Paranestion an einem Nebenbach des Nestos (Japannetzfang).
(14) Umgebung von Paranestion; am 21. 10. 1988 2 ♂, 2 ♀ mit dem Japannetz gefangen am Bach unterhalb Dipotama.
(15) Östlich Chrysoupolis im Nestosdelta; ein mumifiziertes Exemplar am 28. 6. 1982 (Benk).

Aus den unmittelbar angrenzenden Regionen liegen Beobachtungen aus Albanien (Hanak 1964), dem jugoslawischen Makedonien (Dulic & Mikuska, 1966), aus Bulgarien (Hanak & Josifov 1959; Strelkov 1969), aus der europäischen Türkei (Istanbul; Strelkov 1969) und aus der westlichen Türkei (Lehmann 1966) vor.

Die Mehrzahl unserer Beobachtungen (ebenso wie alle Literaturdaten) fallen in

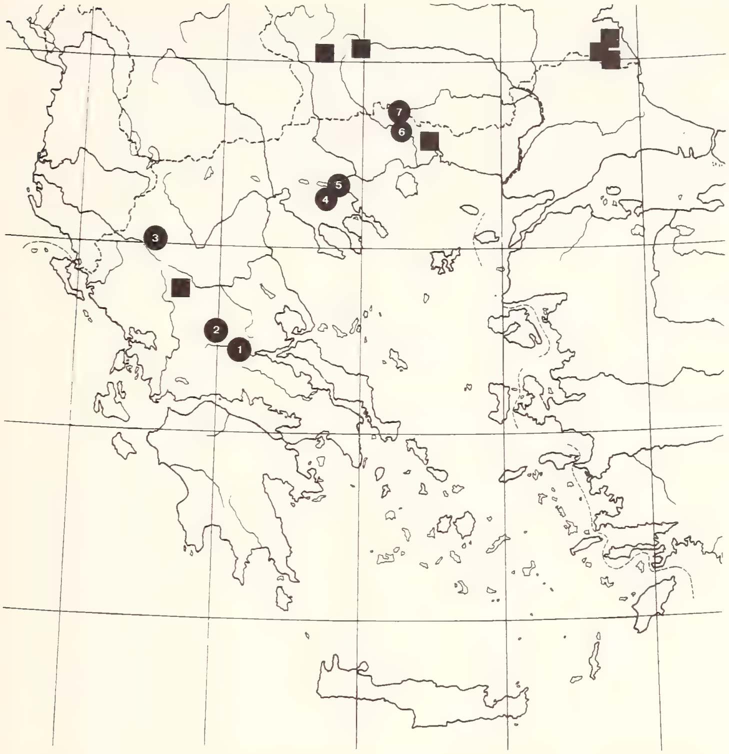


Abb. 5: Fundpunkte von *Nyctalus lasiopterus* in Griechenland. Kreise: eigene Fundpunkte, Numerierung s. Text; Quadrate: Fundpunkte aus der Literatur.

den Herbst (ab August) oder in das zeitige Frühjahr (bis April). Aus den Sommermonaten Mai, Juni, Juli liegen uns — obwohl wir einige Exkursionen auch in diesen Monaten durchführten — nur fünf Beobachtungen von ♂ im Juni (Marathousa) bzw. Juli (Stavros, Marathousa, Vernon-Gebirge) vor.

Wiederfunde von bei Woronesch (ca. 500 km südlich Moskau) beringten Tiere zeigten, daß die mittelrussische Population der Rauhhautfledermaus im Herbst hauptsächlich Richtung Südwest abwandert (Strelkov 1969). Einer der Ringfunde belegt sogar die Wanderung bis Griechenland (Wiederfund bei Kavalla, 1600 km sw vom Beringungsort, Panyutin 1968 zit. in Strelkov 1969).

Bei den griechischen Rauhhautfledermäusen scheint es sich also (zum größten Teil?) um im Herbst zuwandernde und bis zum Frühjahr verweilende Tiere zu handeln, wobei die ♀ in nordöstlich gelegenen Gebieten ihre Wochenstuben bilden, während die ♂ (bzw. Teile der ♂-Population?) auch über den Sommer in Griechenland bleiben. Unsere Beobachtungen unterstützen also die von Strelkov (1969) geäußerten Vermutungen. Damit stehen sie auch im Einklang mit dem Wanderverhalten der mitteleuropäischen Populationen von *P. nathusii* (Heise 1982, 1984, Oldenburg & Hacketal 1989, Vierhaus in Vorb.).

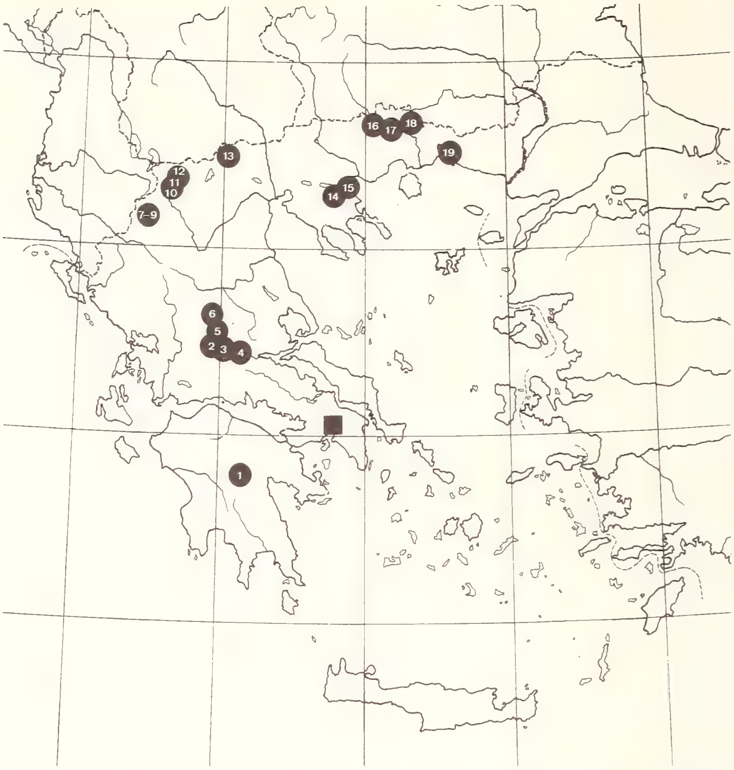


Abb. 6: Fundpunkte von *Nyctalus leisleri* in Griechenland. Kreise: eigene Fundpunkte, Numerierung s. Text; Quadrate: Fundpunkte aus der Literatur.

Nyctalus lasiopterus (Schreber, 1780)

Der Riesenabendsegler war bisher nur zweimal in Griechenland nachgewiesen: Wolf (1960) berichtete über den Fund von ca. 10 Tieren, die beim Fällen einer hohen Tanne aus dem hohlen Stamm des gestürzten Baumes abflogen (9. 6. 1964, Pertouli im Pindus-Gebirge); drei Belegexemplare waren ♂. Spitzenberger (1982 und in litt) fing 1 ♂ am 27. 9. 1966 bei Mandra (Nomos Xanthi); das Tier war an einem Quellbrunnen zum Trinken gekommen. Wir konnten diese Art an sieben weiteren Stellen in Mittel- und Nordgriechenland nachweisen (s. Abb. 5):

(1) Spercheios-Tal unterhalb Makri (zwischen Lamia und Karpenision), 2 ♂ am 22. 5. 1983.

(2) Rentina in den südöstlichen Ausläufern des Pindos-Gebirges (Nomos Karditsa); 1 ♂ am 29. 5. 1988 mit dem Japannetz gefangen.

(3) Am Smolikas bei Samarina; 1 ♂ am 26. 7. 1978.

(4) Marathousa, ca. 10 km südlich des Volvi-Sees; 1 ♂ am 31. 7. 1982 (Heller, Volleth).

(5) Platanenhain bei Rendina; in den Herbstmonaten, September und Oktober in den Jahren 1983 bis 1987 einzelne ♂ mit dem Japannetz gefangen. Im September und Oktober 1988 unter sieben gefangenen Tieren ein ♀.

(6) Mündung des Arkoudorrema in den Nestos, ca. 3 km nordwestlich Paranestion; 1 ♂ am 23. 6. 1984.

(7) Buchen-Tannen-Fichtenbergwald nördlich von Paranestion: ca. 10—15 Riesenabendsegler fliegen in der Abenddämmerung regelmäßig an einer Lichtung entlang (Juni 1984).

Aus unmittelbar an Griechenland angrenzenden Regionen liegen nur Beobachtungen aus Bulgarien (Heinrich 1936, Hanak & Josifov 1959) vor.

Das Überwiegen der ♂ in allen bisherigen Beobachtungen ist auffällig. Ob es Wochenstuben der Art in Griechenland gibt, muß bisher offen bleiben; es wäre durchaus denkbar, daß nur die ♂ in Griechenland übersommern.

Nyctalus leisleri (Kuhl, 1817)

Aus Griechenland lag bisher nur Material von Attika vor (Winge 1882), welches von Pieper (1978) nachbestimmt wurde. Wir konnten diese Art in ganz Griechenland beobachten (s. Abb. 6).

(1) Davia auf der Peloponnes; 2 ♂ verfangen sich am 6. 7. 1986 im Japannetz (Heller, Volleth).
(2) Im Spercheios-Tal bei Agios Georgios ca. 20 km östlich Karpenision; Fang eines ♂ mit dem Japannetz am 25. 5. 1983.
(3) Vitoli (zwischen Lamia und Karpenision); 1 ♂ am 1. 6. 1985.
(4) Spercheios-Tal bei Makri (zwischen Lamia und Karpenision); 1 ♂ am 22. 5. 1983.
(5) Rendina in den östlichen Ausläufern des Pindos-Gebirges (Nomos Karditsa); 1 ♂ am 29. 5. 1988.
(6) Am Bach von Zaimi südöstlich Karditsa; 1 ♂ am 27. 5. 1983.
(7) Bergsee unterhalb des Epano Arena (Grammos-Gebirge); Fang eines ♂ am 24. 8. 1987.
(8) Im Grammos-Gebirge am Oberlauf des Sarantaporos (zwischen den Ortschaften Pefkofito und Pefkos; 1 ♂ am 4. 8. 1988 (Weber).
(9) Im Grammos-Gebirge im Tal des Aliakmon bei Pevkos; 1 ♂ am 21. 8. 1982.
(10) Am Ladopotamos bei Gavros (nördlich Kastoria); am 8. 8. 1988 Fang eines ♂ mit dem Japannetz.
(11) Am Ladopotamos oberhalb Gavros; am 17. 8. 1988 ein ♂ (Japannetzfang).
(12) Vernon-Gebirge unterhalb des Bigla; vom 22. 7.—7. 8. 1988 wurden in 6 Nächten insgesamt 25♂ gefangen.
(13) Furt durch einen Bach westlich Aridea; am 31. 8. 1982 5 ♂ und 1 ♀ mit dem Japannetz gefangen.
(14) Platanenhain bei Rendina; zwischen 1983 und 1988 im August bis Oktober regelmäßig einzelne Tiere, hauptsächlich ♂ mit dem Japannetz gefangen.
(15) Platanenwald bei Stavros; 1 ♂ im Japannetz am 16. 9. 1983.
(16) Bach bei Mikroklisoura (östlich Kato Nevrokopi); 2 ♂ am 4. 9. 1983 im Japannetz.
(17) Am Nestos unterhalb Sidironero; 1 ♂ am 6. 9. 1983.
(18) Am Arkoudorema unterhalb Dipotama (nördlich Paranestion); 1 ♂ am 30. 8. 1987.
(19) Bachmündung des Kompsatos in den Vistonis-See; 1 ♂ am 21. 6. 1987 (Liegl, Weber, Meschede).

Aus den unmittelbar angrenzenden Gebieten liegen anscheinend keine Beobachtungen des Kleinabendseglers vor; die nächsten publizierten Fundpunkte befinden sich in Mittel- und Nordbulgarien (vgl. Hanak & Josifov 1959).

Nach den vorliegenden Beobachtungen muß der Kleinabendsegler vor allem in den Berggebieten Nord- und Mittelgriechenlands weit verbreitet sein; wir haben ihn aber auch in den Ebenen und auf der Peloponnes angetroffen. Aus den Sommermonaten Mai, Juni und Juli liegen uns — im Gegensatz zu den relativ wenigen Sommerfundpunkten der Rauhhautfledermaus — von acht Stellen Beobachtungen vor. Allerdings handelt es sich hierbei ausschließlich um ♂; auch im Herbst konnten wir überwiegend ♂ beobachten; ♀ konnten wir nur bei Rendina und bei Aridea feststellen.

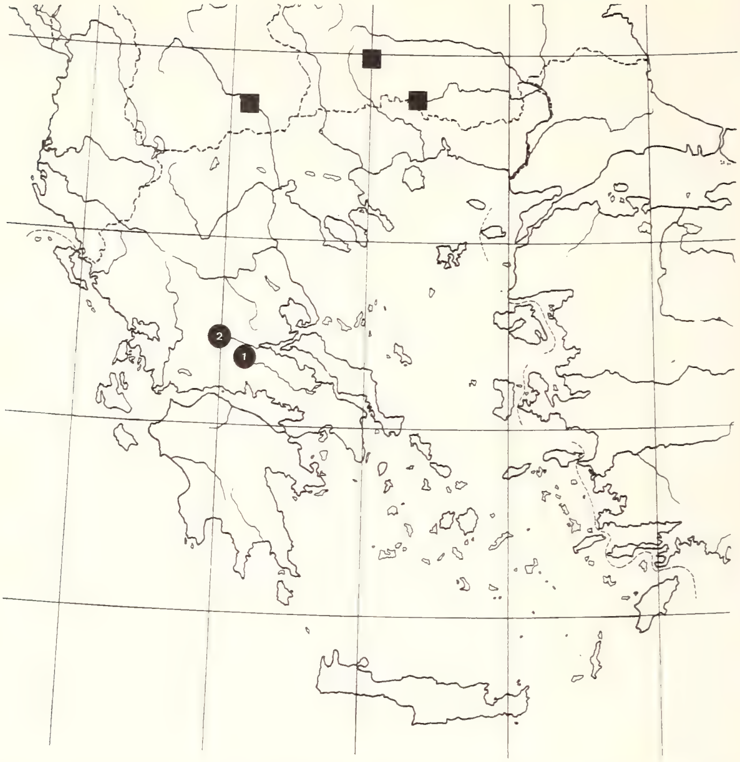


Abb. 7: Fundpunkte von *Barbastella barbastellus* in Griechenland. Kreise: eigene Fundpunkte, Numerierung s. Text; Quadrate: Fundpunkte aus der Literatur.

Unsere Beobachtungen deuten daher für *Nyctalus leisleri* auf ein ähnliches Wanderverhalten hin, wie es von *Nyctalus noctula* aus großen Teilen Europas bekannt ist. Strelkov (1969) hat auch für den Kleinabendsegler Beobachtungen aus dem europäischen Teil der UdSSR zusammengestellt, die in diese Richtung weisen. Anscheinend wandern Teile der nordöstlicheren Populationen oder die gesamte Population, im Herbst nach Südwesten, wobei Griechenland vielleicht ein besonders wichtiges Überwinterungsgebiet darstellt. Die ♂ oder zumindest ein Teil der ♂ hingegen scheinen ganzjährig in Griechenland anwesend zu sein, ähnlich dem Verhalten von *Nyctalus noctula* in Mitteleuropa (Gebhard 1988, Roer 1977, Stutz & Haffner 1986, Kronwitter 1988, v. Helversen et al. 1987).

Barbastella barbastellus (Schreber, 1774)

Funddaten (Abb. 7):

(1) Oiti-Gebirge, Katavotron des Georgopotamos, Japannetz im Höhleneingang, am 9. 8. 1988 3 ♂, 2 ♀ (Weber).

(2) Vitoli im Spercheios-Tal östlich Karpenision, kleines Bachtal oberhalb der Ortschaft, am 1. 6. 1985 1 ♀ im Japannetz.

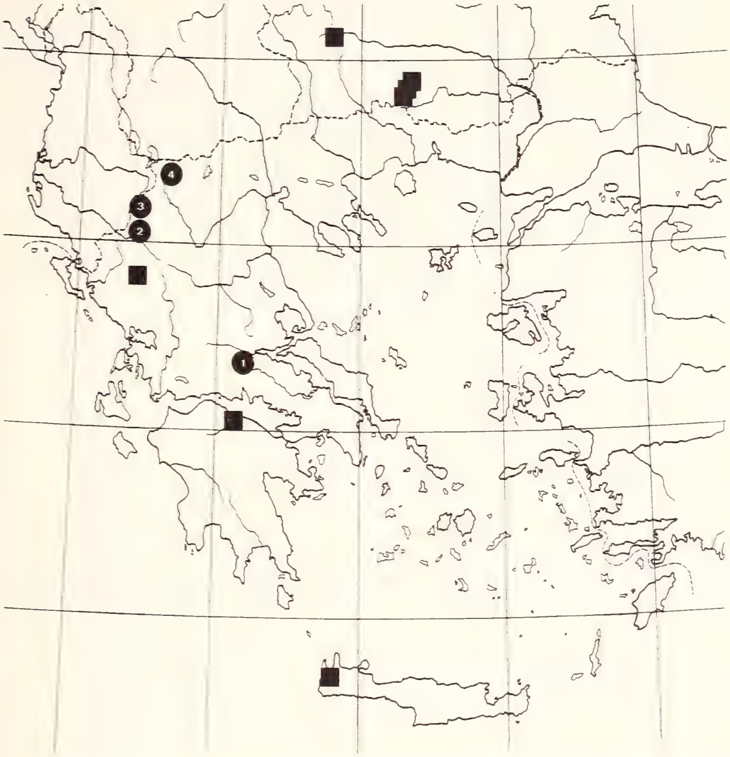


Abb. 8: Fundpunkte von *Plecotus auritus* in Griechenland. Kreise: eigene Fundpunkte, Numerierung s. Text; Quadrate: Fundpunkte aus der Literatur.

Da *Barbastella* eine schwer zu beobachtende Art ist, dürfte sie in Griechenland weiter verbreitet sein, als diese zwei ersten Funde in der Landschaft Fthiotis vermuten lassen. Im jugoslawischen Makedonien wurde die Art bei Demir Kapija, nicht allzu weit nördlich der griechischen Grenze, von Dulic & Mikuska (1966) nachgewiesen; weitere Funde in Jugoslawien liegen nördlicher (Slowenien und Kroatien). In Bulgarien wurde *Barbastella* von Heinrich (1936) im Kamcija-Tal nahe der Schwarzmeerküste und von Horacek et al. (1974) in den Rhodopen unmittelbar an der griechischen Grenze gefunden. Die von Kock (1969) zusammengestellte Verbreitungskarte der Art (mit Funden auf mehreren Mittelmeerinseln, in Marokko, am Sinai und in Äthiopien) zeigt, daß ein Vorkommen in Griechenland zu erwarten war.

Plecotus auritus (Linnaeus, 1785)

Pieper (1977) fand in seinem in Kreta gesammelten umfangreichen Material von Fledermaus-Gewöllschädeln zwei Formen von *Plecotus*, eine kleinere, häufigere, die er als *P. austriacus* bestimmen konnte, und eine größere, die er zu *P. auritus* stellte. *Plecotus austriacus* ist von Kreta auch durch eine Lebendbeobachtung nachgewiesen

(Martens 1967). Die *austriacus*-Mandibeln von Kreta sind ungewöhnlich klein (vgl. z. B. Ruprecht 1987) und ähneln darin der von Dulic (1980) aus Dalmatien beschriebenen *P. austriacus kolombatovici*, einer in Richtung auf die südöstliche *P. a. christei* weisende Form. Hanak & Elgadi (1984) zeigten allerdings, daß es im östlichen Mittelmeergebiet offenbar sowohl kleine, als auch größere *Plecotus austriacus* gibt (beurteilt nach ihren Schädelmaßen), was auch schon Kock (1969) aufgefallen war. Ein syntopes Vorkommen beider Formen ist anscheinend noch nirgends nachgewiesen (und Dulic (1980) fand in Dalmatien auch intermediäre Tiere), aber eine direkte Bestätigung von *Plecotus auritus* auf Kreta wäre sicherlich sehr wünschenswert.

Iliopoulou-Georgoudaki (1977) erwähnt je einen Fundpunkt von *P. auritus* auf der Peloponnes (Zachlorou) und auf dem griechischen Festland (Joannina).

Unsere eigenen Beobachtungen der Art stammen aus Gebirgswäldern Mittel- und Nordgriechenlands (s. Abb. 8):

(1) Oiti-Gebirge, Höhle bei der Versickerung des Georgopotamos, am 18. 8. 1981 1 ♂, 1 ♀ und am 9. 8. 1988 an derselben Stelle 2 ♂, 1 ♀ (Weber).
(2) Smolikas-Gebirge, Wälder s. Samarina, im Japannetz über einer Furt, am 26. 7. 1978 1 ♀.
(3) Grammos-Gebirge, See am Epano Arena inmitten der oberen Buchenwaldstufe; am 24. 8. 1987 1 ♂, 2 ♀ im Japannetz in einer Waldschneise.
(4) Vernon-Gebirge, Buchenwaldzone bei ca. 1600 m, bereits mehrfache Sichtbeobachtungen im August 1987 und am 28. 7. 1988 ein Fang (1 ♀) im Japannetz an einem Waldrand.

Die untersuchten Tiere glichen in ihren äußeren Merkmalen (Fellfarbe, Gesichtsfarbe, Form des Penis und in ihren charakteristischen Maßen, vor allem dem Daumen und den Hinterfüßen) in allen wesentlichen Punkten den Tieren aus Mitteleuropa. Insgesamt sind sie aber deutlich größer als mitteleuropäische Tiere: Unterarm-Länge: $x = 40.3 \pm 1.2$ mm ($n = 10$).

Plecotus auritus scheint also in den Bergwäldern des nördlichen Griechenlands weiter verbreitet zu sein. Aus den bulgarischen Rhodopen und dem Rila-Gebirge liegen Funde von Beron (1964) und Horacek et al. (1974) vor. Die Nachweise im Oiti zeigen, daß man wohl auch in den höheren Gebirgen Mittelgriechenlands mit einem regelmäßigen Vorkommen rechnen muß.

Danksagung

Vor allem danken wir unseren Freunden, die uns ihre Beobachtungsdaten aus Griechenland überlassen haben: Alfred Benk, Alois Liegl, Carmen Weber, Angelika Meschede, Klaus-Gerhard Heller und Marianne Volleth, Jens Sachteleben und Sibylle Steibel. Ferner allen, die uns beim Fledermausfang tatkräftig geholfen haben (und uns lange Fangnächte in gemeinsamer Begeisterung haben überstehen lassen): Eva Mörtl, Christian Felsheim, Dirk Schäfer, Anne Nemeth, Kristin Rohrseitz, Dagmar Stiefel, Hartmut Geiger, Detlev Cordes, Thomas Volpers und Hans Jerrentrup. Eva Mörtl hat uns außerdem sehr geholfen, indem sie die Daten unserer Beobachtungen aus verschiedenen Tagebüchern zusammengetragen hat. Frau Dr. Spitzenberger/Wien, Herr Prof. Dr. Hanak/Prag und Herr Dr. Pieper/Kiel haben uns Auskünfte über bisher unpublizierte Daten gegeben und die Verbreitung der griechischen Fledermäuse mit uns diskutiert.

Literatur

Beron, P. (1964): Über das Vorhandensein von zwei Arten langohriger Fledermäuse (Gattung Plecotus) in Bulgaria. — Bull. Inst. Zool. Mus. Acad. Bulg. Sci. 16: 29—33.

Dulic, B. (1960): Zweiter Nachweis der Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteini* Kuhl, 1818, für Jugoslawien. — Säugetierk. Mitt. 8: 64.

— (1980): Morphological characteristics and distribution of *Plecotus auritus* and *Plecotus austriacus* in some regions of Yugoslavia. — In: Proc. 5th. Int. Bat Res. Conf. (D. E. Wilson and A. L. Gardner eds.) Texas Tech Press, Lubbock Texas, 151—161.

— & J. Mikuska (1966): Two new species of bats (Mammalia, Chiroptera) from Macedonia with notes on some other bats occurring in this territory. — Fragmenta Balcanica Musei Macedonici Scientiarum Naturalium 6: 1—15.

Gebhard, J. (1988): Die Forschungsstation „Hofmatt". — Myotis 26: 5—21.

Hanak, V. (1964): Zur Kenntnis der Fledermausfauna Albaniens. — Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovenicae 28: 68—88.

— & A. Elgadi (1984): On the bat fauna (Chiroptera) of Libya. — Vestnik ceskoslovenske spolecnosti zoologicke 48: 165—187.

— & M. Josifov (1959): Zur Verbreitung der Fledermäuse Bulgariens. — Säugetierk. Mitt. 7: 145—151.

Heinrich, G. (1936): Über die von mir im Jahre 1935 in Bulgarien gesammelten Säugetiere. — Mitt. Königl. Wiss. Inst. Sofia 9: 33—48.

Heise, G. (1982): Zu Vorkommen, Biologie und Ökologie der Rauhhautfledermaus (*Pipistrellus nathusii*) in der Umgebung von Prenzlau (Uckermark), Bezirk Neubrandenburg. — Nyctalus (N. F.) 1: 281—300.

— (1984): Zur Fortpflanzungsbiologie der Rauhhautfledermaus (*Pipistrellus nathusii*). — Nyctalus (N. F.) 2: 1—15.

Helversen, O. v., M. Esche, F. Kretzschmar & M. Boschert (1987): Die Fledermäuse Südbadens. — Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Natuschutz N. F. 14: 409—475.

— (1989): New records of bats from Turkey. — Zoology in the Middle East 3: 5—18.

Horacek, I., J. Cerveny, A. Tausl & D. Vitek (1974): Notes on the mammal fauna of Bulgaria (Insectivora, Chiroptera, Rodentia). — Vestnik ceskoslovenske spolecnosti zoologicke 38: 19—31.

— & V. Hanak (1984): Comments on the systematics and phylogeny of *Myotis nattereri* (Kuhl, 1818). — Myotis 21/22: 20—29.

Iliopoulou-Georgoudaki, J. (1977): Taxonomy and geographical distribution of the Chiroptera in Greece. — Thesis Fac. Sci. Univ. Patras: 1—173. (in Greek).

— (1985): New records of the occurrence of the genus *Pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Greece. — Mammalia 49: 131—133.

Kahmann, H. (1962): Neue Ergebnisse der Säugetierforschung in der Türkei. — Säugetierk. Mitt. 10: 112—116.

Kock, D. (1969): Die Fledermaus-Fauna des Sudan. — Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. 521.

Kronwitter, F. (1989): Population structure, habitat use and activity patterns of the noctule bat, *Nyctalus noctula* (Chiroptera: Vespertilionidae) revealed by radio-tracking. — Myotis 26: 23—85.

Laar, V. van & S. Daan (1964): On some Chiroptera from Greece. — Beaufortia 10: 158—166.

Lehmann, E. v. (1966): Taxonomische Bemerkungen zur Säugerausbeute der Kumerloeve'schen Orientreisen 1953—1965. — Zool. Beitr. (N. F.) 12: 251—317.

Martens, J. (1967): *Plecotus austriacus* (Fischer) auf Kreta; mit Bemerkungen zu weiteren Arten (Mammalia, Chiroptera). — Bonn. zool. Beitr. 18: 253—257.

Miric, D. (1959): Die Bechsteinfledermaus, *Myotis bechsteini* Kuhl 1818, in Jugoslawien. — Säugetierk. Mitt. 8: 37—39.

Niethammer, J. (1962): Die Säugetiere von Korfu. — Bonn. zool. Beitr. 13: 1—49.

Oldenburg, W. & H. Hacketal (1989): Zur Migration von *Pipistrellus nathusii* (Keyserling u. Blasius). — Nyctalus 3: 13—16.

Pieper, H. (1966): Über einige bemerkenswerte Kleinsäuger-Funde auf den Inseln Rhodos und Kos. — Acta biol. hellen. 1: 21—28.

— (1977): Fledermäuse aus Schleiereulen-Gewöllen von der Insel Kreta. — Z. Säugetierk. 42: 7—12.

— (1978): *Pipistrellus nathusii* (Keyserling und Blasius, 1839) in Griechenland und Bemerkungen zu einigen weiteren Arten (Chiroptera: Vespertilionidae). — Z. Säugetierk. 43: 60—61.

Roer, H. (1977): Über Herbstwanderungen und Zeitpunkt des Aufsuchens der Überwinterungsquartiere beim Abendsegler *Nyctalus noctula* (Schreber, 1714) in Mitteleuropa. — Z. Säugetierk. 42: 225—228.

Ruprecht, A. L. (1987): A key for mandible identification of Polish bats. — Przeglad. Zool. 31: 89—105.

Spitzenberger, F. (1982): Der Riesenabendsegler in Afrika nachgewiesen. — Z. Säugetierk. 47: 115—116.

Strelkov, P. P. (1969): Migratory and stationary bats (Chiroptera) of the European part of the Soviet Union. — Acta Zool. Crac. 14: 393—439.

Stutz, H. P. & M. Haffner (1986): The reproductive status of *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) in Switzerland. — Myotis 23/24: 131—136.

Vierhaus, H. (in Vorb.): Rauhhautfledermaus. — In: Handbuch der Säugetiere Europas (ed. Niethammer, J. & F. Krapp), Akadem. Verlagsges. Wiesbaden.

Weid, R. & O. v. Helversen (1987): Ortungsrufe europäischer Fledermäuse beim Jagdflug im Freiland. — Myotis 25: 5—27.

— (1988): The distribution of *Vespertilio murinus* in northeastern Greece and some observations on its displaying behaviour. — Myotis 26: 117—128.

Winge, H. (1882): Om graeske Pattedyr, samlede af L. Münter. Med. Bemaerkninger om Familierne Soricidae, Mustelidae og Myoxidae. — Vidensk. Medd. dansk naturh. Foren. 1881: 7—59.

Wolf, H. (1960): Der Großabendsegler *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) in Griechenland. — Säugetierk. Mitt. 12: 183—184.

Prof. Dr. Otto v. Helversen, Roland Weid, Institut für Zoologie der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg, Staudtstr. 5, D-8520 Erlangen.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 1	S. 23—26	Bonn, März 1990

The food of the tawny owl (*Strix aluco* L.) from near a bat cave in Poland

Marek Kowalski & Grzegorz Lesiński

Abstract. Tawny owls living near the Szachownica cave in central Poland caught bats more frequently compared to other studies of tawny owl diet. There were significant differences in the frequency of different bat species taken by the owls compared with the bats present in the cave. *Myotis myotis* was the most abundant and largest bat in the cave. It was not preferentially taken by the tawny owls, although it comprised around half the number of prey consumed by the owls.

Key words. Aves, Strigiformes, *Strix aluco*, Mammalia, Chiroptera, food choice, Poland.

Introduction

The food of the tawny owl comprises mostly small mammals, birds and amphibians (Mikkola 1983, Cramp 1985). The species composition of prey is related to what is available within the territories of the owls (Mikkola 1982). Bats are recorded infrequently in the diet of tawny owls (Mikkola 1983, Cramp 1985). Data from Poland have shown that bats form up to 2.9 % of the owl prey (Ruprecht 1979), although it is usually much lower. For instance 0.4 % in the Białowieża Primeval Forest (Ruprecht & Szwagrzak 1987), 0.2 % in the Masurian Lake District (Kowalski & Lesiński 1988) or less than 0.1 % around Warsaw (J. Goszczyński, P. Jabłoński, G. Lesiński & J. Romanowski, unpubl. data). Ruprecht (1979) suggested that among Polish owls it is probably the tawny owl that catches bats most frequently. It is unclear whether low frequencies of bats in the owl diet are due to their scarcity or because they are difficult to catch.

The aim of this work is to investigate whether tawny owls exploit bats for food when they are living near a cave where large numbers of bats hibernate.

Study Area, Material and Methods

Szachownica cave is located at the northern edge of the Kraków-Wieluń Upland (Częstochowa voivodship, 51°04'N; 18°50'E) in a limestone hill covered with a pine forest (*Pinus silvestris*) including a few birches (*Betula* sp.), beeches (*Fagus silvatica*), oaks (*Quercus* sp.) and larches (*Larix* sp.). The cave lies about 0.5 km off the edge of the forest and 1 km from the nearest buildings. Bats staying in the cave were counted two or three times a year from 1980 to 1988. In the autumn and winter months (October—April) bats occurred numerously (max. 1477 individuals — 8 III 1987 — unpubl. data of authors). In the summer months they were rarely encountered.

Tawny owl pellets were collected in chambers located near the entrance of the Szachownica cave and under nearby trees on Jan. 29 and Mar. 7, 1987 and Jan. 29, 1988. This latter sample of pellets comprised 22 complete ones and remains of numerous older pellets. In the lower bone layer we found a bat-ring from a *Myotis nattereri* ringed in January 1982. We assume that the oldest bone remains come from that period of time.

The prey items were largely identified from skull remains but occasionally other skeletal remains were used, for instance the humerus of *Talpa europaea* and the os ilium of amphibians.

Lesiński (1983 a) has previously described the food of the tawny owl in the same locality from a smaller number of pellets collected on Aug. 3, 1982. That material is included in this paper.

The distribution of bat occurrence in the food of the owl and in the cave was compared using a chi-square test.

Results

The most frequent species identified from the owl pellets are small mammals associated with forest habitats (Tab. 1). For instance *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis* comprise over 25 % of the prey items, while small mammals of open habitats such as *Microtus arvalis*, *Mus musculus* and *Apodemus agrarius* comprise only about 7 %. Bird and amphibian remains are present in the pellets in small numbers, whereas bats constitute over 20 %. The seven species of bats recorded in the pellets also inhabit the cave during hibernation (Lesiński 1983 b), but the frequency of occurrence of the various species in the pellets and in the cave show highly significant differences (Tab. 2). This is largely due to the owls which took propor-

Table 1: The food of the tawny owl from Szachownica cave.

Species	N	%
Insectivora		
Talpa europaea L., 1758	4	0.9
Sorex araneus L., 1758	64	14.9
S. minutus L., 1766	24	5.6
Chiroptera		
Myotis myotis (Bork., 1797)	44	10.3
M. nattereri (Kuhl, 1818)	13	3.0
M. mystacinus (Kuhl, 1819)	1	0.2
M. brandti (Eversmann, 1845)	2	0.5
M. dasycneme (Boie, 1825)	1	0.2
M. daubentoni (Kuhl, 1819)	26	6.0
Plecotus auritus (L., 1758)	6	1.4
Rodentia		
Clethrionomys glareolus (Schreb., 1780)	83	19.3
Microtus agrestis (L., 1761)	2	0.5
M. arvalis (Pall., 1779)	8	1.9
Microtus indet.	7	1.6
Mus musculus L., 1758	10	2.3
Apodemus agrarius (Pall., 1771)	12	2.8
A. sylvaticus (L., 1758)	13	3.0
A. flavicollis (Melchior, 1834)	27	6.3
Apodemus indet.	40	9.3
Muridae indet.	2	0.5
Aves indet.	19	4.4
Amphibia		
Pelobates fuscus (Laur., 1768)	2	0.5
Hyla arborea (L., 1758)	1	0.2
Rana indet.	14	3.3
Coleoptera indet.	5	1.2
Total	430	100.0

tionally more *Myotis daubentoni* and proportionally less *M. nattereri* in relation to the percentage of the bats inhabiting the cave. Nearly half of the bats taken by the tawny owls are of one species — *M. myotis*.

Discussion

There are few reported cases of bats taken by the tawny owl (Jaskowski 1956, König 1961). Gauckler & Kraus (1963) indicate that some individual owls may specialize to catching bats near sites where bats hibernate. Other predators are also reported to exploit concentrations of bats. In the undergrounds of the Nietoperek reserve in Poland the stone marten (*Martes foina* Erxl.) preyed on bats almost exclusively (over 80 % of the food biomass: Urbańczyk 1981, Lesiński & Romanowski 1988). Therefore, it is of interest that the diet of tawny owls in the vicinity of the Szachownica cave included many bats as well as small mammals from open and woodland habitats.

The presence of large numbers of bats did not change the food of owls to a degree observed in the case of the stone marten in Nietoperek, presumably because the marten removed bats from the walls of underground corridors, whereas tawny owls catch their prey in flight, which is far more difficult.

M. daubentoni is the most numerous species in the cave in summer (over 60 % of bats), but in winter its percentage decreases to about 3 %. High percentage of *M. daubentoni* in the owl pellets (28 %) in relation to the percentage of the species in the cave (4.8 % — Tab. 2) generally points that the majority of bats were caught in the spring, summer and autumn months (April—November). Presumably during this time, when the bats were most active, the tawny owls could easily catch them when they flew to and from the cave. Bat species occurring in the cave only in winter (e. g. *M. nattereri*) appeared less numerously in the owl pellets than in the cave (Tab. 2).

Table 2: The percentage of the bat species observed in the food of tawny owls and in the cave (means of all counts in the years 1980—1988). The difference between A and B is highly significant, $\chi^2_7 = 35.2$ ($p < 0.001$), and similar between A and C, $\chi^2_7 = 53.5$ ($p < 0.001$).

Species	In the food of *S. aluco* (A)	In the cave generally (B)	In the cave in the period of Apr.-Oct. (C)
M. myotis	47.3	48.2	66.8
M. bechsteini	0	0.3	0.3
M. nattereri	14.0	36.3	15.1
M. mystacinus/M. brandti	3.2	3.5	5.5
M. dasycneme	1.1	0.2	0.2
M. daubentoni	28.0	4.8	9.7
P. auritus	6.5	5.6	2.3
B. barbastellus	0	1.1	0.2
Number of specimens	93	7753	650
Number of cave controls	—	20	6

The results do not suggest that the tawny owls selected the largest bats. *M. myotis* is considerably larger than other species present in the cave and was taken by the owls in proportions similar to its occurrence in the cave. Numerically *M. myotis* comprised around half of the bats taken by the owls (Tab. 2).

Taking into account the fact that the bats were eaten during a couple of years at least, we conclude that the owls influenced the numbers of bats to a low degree.

Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurde eine Analyse der Nahrung eines Waldkauzes, der die Gegend der Höhle Szachownica besiedelt, vorgestellt. In dieser Höhle halten alljährlich über 1000 Fledermäuse ihren Winterschlaf. Die Gewölle wurden zwischen 1984 und 1988 gesammelt. Daraus sind 430 Opfer präpariert worden (Tabelle 1), darunter 21,5 % Fledermäuse. Tabelle 2 präsentiert einen Vergleich der Artenzusammensetzung von Fledermäusen, die in den Gewöllen der Eulen und in der Höhle gefunden worden sind. Alle Arten, die von dem Waldkauz gejagt werden, bewohnten die Höhle. Die Autoren deuten an, daß die Fledermäuse in der Zeit ihrer größten Aktivität, d. h. der Ankunft in der Höhle und während des Verlassens, gefangen wurden (April—November). Darauf weist der große Anteil von *M. daubentoni* hin (28,0 %). Im Sommer macht diese Art über 60 % der Fledermäuse in der Höhle aus, im Winter sind es dagegen nur 3 %. Was *M. nattereri* betrifft, der erst im Spätherbst auftaucht (November), ist sein Anteil geringer im Gewölle (14,0 %) als in der Höhle. Es wurden keine Präferenzen des Waldkauzes bemerkt, was die großen Fledermausarten angeht.

References

Cramp, S. (ed.) (1985): The birds of the Western Palearctic, Vol. IV. — Oxford University Press, Oxford.

Gauckler, A. & M. Kraus (1963): Über ein Massenquartier winterschlafender Mausohren (*Myotis myotis*) in einer Höhle der Frankenalb. — Bonn. zool. Beitr. 14: 187—205.

Jaskowski, J. (1956): Ssaki pradoliny Baryczy i Orli (Mammalia of the Barycz and Orla quaternary valley). — Pr. Kom. biol. PTPN 18: 1—23.

König, C. (1961): Schleiereule, *Tyto a. alba* Scop., „schlägt" fliegende Fledermäuse. — Beitr. Vogelkd. 7: 229—233.

Kowalski, M. & G. Lesiński (1988): Drobne ssaki w pokarmie puszczyka *Strix aluco* znad jeziora Łuknajno (Small mammals in the food of the tawny owl, *Strix aluco*, on Łuknajno Lake). — Chrońmy Przyr. ojcz. 44/4: 80—82 (in Polish).

Lesiński, G. (1983 a): Puszczyk *Strix aluco* L. poluje na nietoperze (The Tawny owl, *Strix aluco* L. hunts bats). — Prz. zool. 27: 371—372 (in Polish).

— (1983 b): Nietoperze jaskiń Wyżyny Wieluńskiej (Bats in the caves of the Wieluń Upland). — Prz. zool. 27: 465—478 (in Polish).

— & J. Romanowski (1988): Kuny poluja na nietoperze (The martens hunt bats). — Wszechświat 89: 210 (in Polish).

Mikkola, H. (1982): Ecological relationships in European owls. — Publications of the University of Kuopio, Kuopio.

— (1983): Owls of Europe. — Poyser, Calton.

Ruprecht, A. L. (1979): Bats (Chiroptera) as constituents of the food of Barn owls *Tyto alba* in Poland. — Ibis 121: 489—494.

— & A. Szwagrzak (1987): Zur Ernährung der Eulen im Westteil des Białowieża-Urwaldes. — Ökol. Vögel 9: 89—96.

Urbańczyk, Z. (1981): Fledermäuse (Chiroptera) in der Nahrung des Marders (*Martes* sp.). — Säugetierk. Mitt. 29: 77—79.

Marek Kowalski, Kampinos National Park, Krasińskiego 49, 05-080 Izabelin, Poland. — Grzegorz Lesiński, Departament of Vertebrate Ecology, Institute of Ecology PAS, Dziekanów Leśny near Warsaw, 05-092 Łomianki, Poland.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 1	S. 27—58	Bonn, März 1990

Öko-ethologische Beobachtungen am Nest der Kleinralle (*Porzana parva*)

Hartmut Dittberner & Winfried Dittberner

Abstract. Observations on the ecology and ethology of the Little Crake (*Porzana parva*) were carried out at 4 nesting sites on Lake Felchow/Lanke, district of Angermünde (GDR). The hatching times of both parents were equal on average, 43 minutes in males and 43,1 min in females. Mean intervals between hatching periods were 53,0 minutes in males and 49,7 in females. Periods of alternating in hatching were frequently joined with comfort behaviour. The breeding behaviour is described, including nestbuilding during rainfall, turning of eggs, repose, sleep, seduced flight, care of the pulli from day 1 to 10, and acoustic communication between adults and juveniles.

Key words. Aves, Rallidae, *Porzana parva*, breeding behaviour, ecology, Lake Felchow, German Democratic Republic.

Einleitung

Die Erforschung der Biologie der Rallen stellt nach wie vor hohe Anforderungen an den Feldornithologen, und Kenntnisfortschritt ist nur durch das Einbringen eines reichen Erfahrungsschatzes möglich. Das zeigen uns eine Reihe von Arbeiten über die stimmlichen Äußerungen der Rallen (z. B. Wasserralle: Dathe 1934, Zimmermann 1937; Teichralle: Stiefel & Berg 1965; *Porzana*-Arten: Robien 1924, Schiermann 1929, Ruthke 1934, 1951, Feindt 1968, Lippert 1974). Einen breiten Raum nehmen brutbiologische Arbeiten ein. Die Ergebnisse von Untersuchungen im mitteleuropäischen Brutareal faßten Glutz v. Blotzheim et al. (1973) und Makatsch (1974) zusammen. Über die Biologie der Kleinralle ist noch manche Frage offengeblieben; über Entwicklungsetappen vermittelt Brouwer (1944/45) einen Überblick. Verhaltensforschung unter ökologischen Gesichtspunkten an Rallenvögeln, ergänzt durch Gefangenschaftshaltung, führte Koenig (1943) durch. Für die methodische Arbeit an den *Porzana*-Arten werden wichtige Hinweise gegeben. Ihr Schutz und die Unversehrtheit ihres Lebensraumes nehmen eine Vorrangstellung ein (Wüst 1979, Dvorak 1984).

Wir haben zwischen 1979 und 1988 im Felchowseen-Gebiet (Uckermark) 16 Brutnester der Kleinralle gefunden. An vier von diesen Nestern wurden brutethologische Beobachtungen durchgeführt. Besondere Berücksichtigung fanden Fragestellungen zum Anteil der Geschlechter bei der Bebrütung des Geleges, Beziehungen der Partner bei den Brutablösungen, Verhalten während der Bebrütung und des Schlupfes, Feind- und Verleiteverhalten am Nest, Aktionen während des Brütens und Huderns, Einfluß abiotischer, biotischer und trophischer Faktoren während des Brutgeschehens sowie Kommunikation der Altvögel untereinander und zu ihren Dunenjungen.

Material und Methode

Die brutbiologischen und öko-ethologischen Untersuchungen an der Kleinralle wurden am Felchowsee und seinem Nebengewässer „Die Lanke" (Kr. Angermünde) durchgeführt. Die Be-

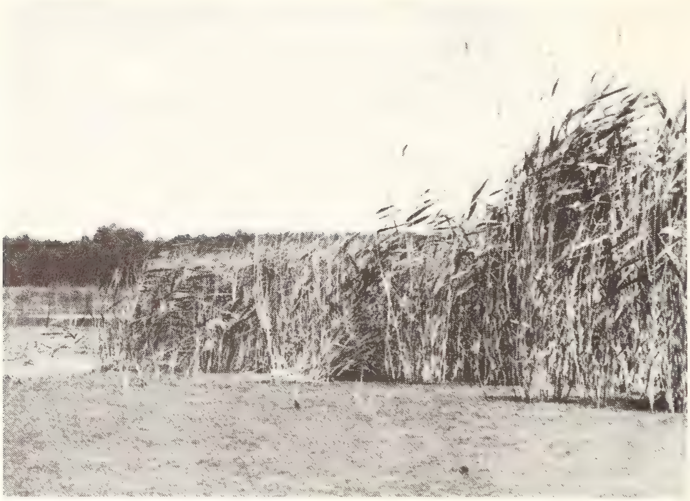


Abb. 1: Lebensraum der Kleinralle im Felchowsee-/Lanke-Gebiet in der Verlandungsvegetation. Alle Aufnahmen von W. Dittberner.

obachtungen erfolgten in ca. 1 m Abstand vom Nest von einem Versteckzelt aus. Insgesamt betrug die Zeit des Ansitzens ca. 82 Stunden. Weitere Angaben zu den Nestkontrollen, zur Nistökologie und zum verwendeten Datenmaterial sind bei den einzelnen Nestern aufgeführt.

Nest I
— Fundort: Lanke.
— Funddatum: 25. 6. 1983.
— Vollgelege: 5 Eier.
— Nestkontrollen: 29. 6. 83 nur noch 3 Eier vorhanden (2 Eier von einer Wanderratte geraubt?).
— Ansitz: 30. 6. 83 von 6.00—13.00 Uhr (7 Stunden).
— Neststandort: Im peripheren Bereich der Verlandungszone mit freien Wasserblänken und kleinen Seggeninseln, die z. T. mit einigen Schilfrohrhalmen durchsetzt sind. Die Wassertiefe betrug hier nur etwa 30 cm, und ein alter Entwässerungsgraben führte in knapp 3 m Entfernung vorbei. Das Nest war 16 cm über dem Wasserspiegel in eine ca. 60 cm hohe *Carex*-Bülte gut eingebaut, und von oben bestand Sichtschutz. Der Nestzugang erfolgte von NW zu einer Verlandungsinsel am Grabenrand.

Nest II
— Fundort: Lanke.
— Funddatum: 12. 6. 1984.
— Vollgelege: 7 Eier.
— Nestkontrollen: 13., 15., 16., 17., 20. 6. Status unverändert und am 26. 6. sind 7 pull. im Nest.
— Ansitz: 16. 6. 84 von 3.00—11.00 Uhr und am 17. 6. von 11.00—19.00 Uhr (insg. 16 Stunden).
— Neststandort: Im zentralen Teil des Verlandungsgebietes mit dichten Schilfrohrbeständen (*Phragmites communis*), die durch tümpelartige Wasserblänken aufgelockert sind. Die Wassertiefe lag bei 60 cm mit steigender Tendenz durch Regenfälle. Das Nest war einem Phragmiteswurzelstock unmittelbar aufgesetzt. Der Nestzugang war auch hier ohne Steg. Von einem Trampelpfad (winterlicher Wildwechsel bei Eis) betraten die Rallen ihr Nest stets aus SE-Richtung. Dem zwischen den Phragmitesstengeln eingefügten Nest wurde kein zusätzlicher Sichtschutz gegeben.

Nest III
Fundort: NSG Felchowsee.
Funddatum: 31. 5. 1987 unvollständiges Gelege mit 5 Eiern.
— Vollgelege: 2. 6. mit 7 Eiern.
— Nestkontrollen: siehe Tabelle 1.
— Ansitz: 16. 6. von 11.00—20.35 Uhr
18. 6. von 7.20—11.43 Uhr
20. 6. von 8.00—14.55 Uhr
21. 6. von 5.45— 9.20 Uhr
22. 6. von 8.00—11.32 Uhr
23. 6. von 7.00— 9.01 Uhr
27. 6. von 7.00— 8.30 Uhr Gesamt: 30,11 Stunden
— Neststandort: In einer Carex-Bülte mit einzelnen Phragmiteshalmen bei einer Wassertiefe von 35 cm. Das Nest befand sich 6 cm über dem Wasserspiegel, der durch starke Niederschläge bis zum Abschluß der Brut auf 10 cm anstieg. Eine Überdachung war durch grüne Seggenhalme vollkommen gegeben, und ein in 2 m Abstand stehendes Erlenbäumchen (*Alnus glutinosa*) spendete zusätzlich Schatten. Der Zugang zum Nest erfolgte von E über 2 m freie Wasserblänken aus dem Phragmitesgürtel her.

Die im folgenden mitgeteilten Untersuchungsergebnisse wurden hauptsächlich an diesem Nest III gewonnen (Abb. 2).

Nest IV
— Fundort: Lanke.
— Funddatum: 1. 6. 1988.
— Vollgelege: 8 Eier (Legebeginn nach Zurückdatierung am 22. 5. und Beginn der Bebrütung ab 5. Ei; s. u. Ansitz).

Tabelle 1: Legebeginn, Bebrütung der Eier und Schlupfverlauf von *Porzana parva* beim Brutpaar III.

Tage	Datum	Status	Bemerkungen
1.	27. 5.	1. Ei	unbefruchtet (s. u.)
2.	28. 5.	2. Ei	
3.	29. 5.	3. Ei	
4.	30. 5.	4. Ei	1. befruchtetes Ei
5.	31. 5.	5. Ei	2. befruchtetes Ei
6.	1. 6.	6. Ei	3. befruchtetes Ei
7.	2. 6.	7. Ei	4. befruchtetes Ei
.			
.			
.			
24.	19. 6.	1 pull. + 6 Eier	Schlupfzeitpunkt etwa 10.00 Uhr
25.	20. 6.	2 pull. + 5 Eier	um 8.00 Uhr frisch geschlüpft
26.	21. 6.	3 pull. + 4 Eier	beim Schlupfvorgang verstorben
27.	22. 6.	4 pull. + 3 Eier	beim Schlupfvorgang verstorben
28.	23. 6.	2 pull. lebend + 1 pull. tot + 3 Eier	aus dem Nest wurde der 1. tote pull. getragen
29.	24. 6.	unverändert	
30.	25. 6.	unverändert	
31.	26. 6.	unverändert	
32.	27. 6.	2 pull. (8. u. 9. Lebenstag)	der 2. tote pull. noch in einer Eischalenhälfte steckend; vom ad. aus dem Nest transportiert und dichtbei abglegt. — 3 unbefruchtete Eier entnommen.

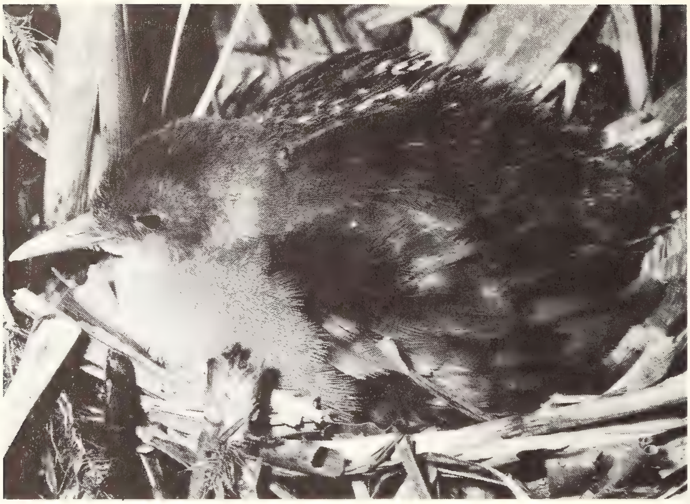


Abb. 2: Brütendes Kleinrallen-Männchen. 16. Juni 1988 Lanke/Uckermark.

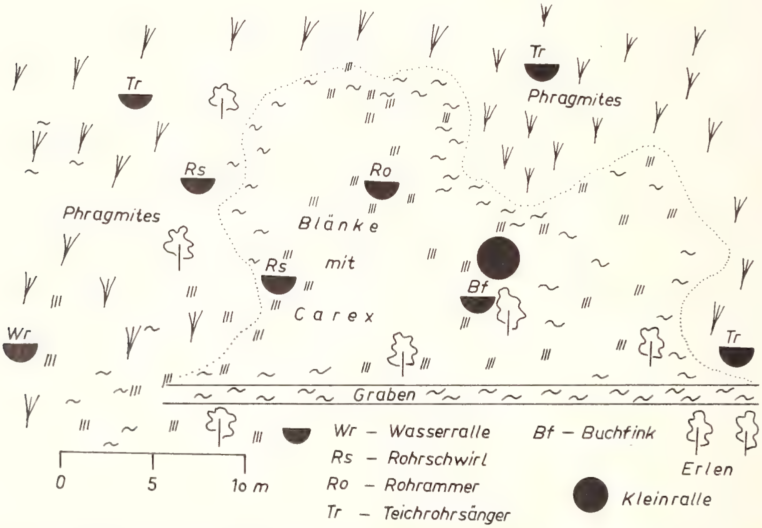

Tr
Phragmites
Tr
Rs
Ro
Phragmites
Blänke
mit
Carex
Rs
Bf
Tr
Wr
Graben
0
5
10 m
Wr – Wasserralle
Rs – Rohrschwirl
Ro – Rohrammer
Tr – Teichrohrsänger
Bf – Buchfink
Erlen
Kleinralle

Abb. 3: Interspezifische Nestabstände im Brutrevier vom Kleinrallen-Paar III am Felchowsee.

— Nestkontrollen: zwischen 11. und 19. 6. täglich zu verschiedenen Tageszeiten.
— Ansitz: 12. 6. um 16.00 Uhr Versteckzelt aufgebaut
14. 6. von 5.00— 9.00 Uhr
16. 6. von 5.00—12.00 Uhr (Schlupftag 1.—5. pull.)
17. 6. von 11.00—13.00 Uhr (Schlupftag 6. pull.)
18. 6. von 12.00—14.00 Uhr (Schlupftag 7. pull.)
19. 6. von 8.00—10.00 Uhr (Schlupftag 8. pull.) Gesamt: ca. 21 Stunden.

— Neststandort: In einem Phragmiteswurzelstock etwa 3 cm über dem Wasserspiegel ohne zusätzliche Tarnung von oben. Nestzugang von SE von einem Trampelpfad mit anschließender Wasserblänke aus.

An diesem Nest IV wurden die Gelegefotos zum Schlupf angefertigt.

Verwendete Abkürzungen: M. Männchen, W. Weibchen, K. Komfortverhalten, M Mittelwert, n Anzahl.

Brutbeteiligung der Geschlechter

Die Paare von *Porzana parva* leben monogam (Saisonehe), vgl. hierzu Berndt & Winkel (1983). Über die Brutbeteiligung von M. und W. liegen offensichtlich bisher nur wenige Angaben vor. Koenig (1943) teilt mit, daß die Ablösungen etwa alle 1 bis 2 Stunden stattfanden. Gauckler & Kraus (1963) führen aus, daß die Brutbeteiligung beider Partner an zwei Vormittagen etwa gleich war. Erstere Angabe wurde von Glutz v. Blotzheim et al. (1973) übernommen. Folgende Ergebnisse konnten wir an den von uns untersuchten Nestern ermitteln.

Bebrütung der Eier und Brutpausen

An der Bebrütung des Geleges sind M. und W. beteiligt. Die Mittelwerte von den Nestern I—III sind für die jeweiligen Partner unterschiedlich ausgefallen. Ursachen dafür liegen z. B. in unterschiedlicher Länge der Beobachtungszeit, Witterungsbedingungen und individuellen Eigenarten der Altvögel.

Bei der Zusammenfassung der Bebrütungsdauer sowie der Brutpausen dieser drei Nester ergeben sich nach dem Geschlecht getrennt folgende Durchschnittswerte (M):

Brutdauer ♂ M 43,0 min., ♀ M 43,1 min.

Brutpause ♂ M 53,0 min., ♀ M 49,7 min.

Während die Werte für die Brutdauer den tatsächlichen Verhältnissen sehr nahe kommen und zwischen den Geschlechtern keine erheblichen Unterschiede zu Tage treten, sind die Differenzen bei den Brutpausen offensichtlich nicht ganz repräsentativ. Die längeren Brutpausen bei BP I bedingen diese Unterschiede und deuten darauf hin, daß dieses Paar durch für den Beobachter nicht eindeutig klärbare Eiver-

Tabelle 2: Anteil bei der Bebrütung der Eier und bei den Brutpausen von M. und W. an verschiedenen Kleinrallen-Nestern (in Minuten).

Nest	Geschlecht	Bebrütung der Eier	Brutpause	Gelege unbedeckt
I	M.	33,4 (29—38)	47,6 (21—101)	16,2 (0—70)
	W.	21,5 (10—36)	64,0 (42—122)	
II	M.	52,8 (39—72)	61,2 (51—72)	1,6 (0—17)
	W.	58,6 (43—71)	42,0 (6—72)	
III	M.	69,9 (29—201)	50,0 (33—74)	0,2 (0—1)
	W.	47,6 (33—72)	63,9 (29—201)	

luste zeitweise eine geringere Nestbindung hatte. Bei regulärer Brutablösung blieb das Gelege nur wenige Sekunden unbedeckt. Die zeitliche Ausdehnung der Bebrütung der Eier durch das M. beim BP III ist bemerkenswert, da nach bisherigem Kenntnisstand die Kleinrallen-M. ihre pull. zu einem neuerrichteten Hudernest führen, während die W. die restlichen Eier ausbrüten. BP IV errichtete ebenfalls kein Hudernest, und beide Altvögel wechselten sich während der Schlupfperiode weiterhin auf dem Nest ab.

Welcher Partner nachts auf dem Gelege brütet, ergibt nach mehreren gezielten Nestkontrollen kein einheitliches Bild. Bei den BP I und II waren es die W. und bei den BP III und IV die M.

Sitzrichtungen beim Brüten

Für beide Geschlechter notierten wir die eingenommenen Sitzrichtungen und Veränderungen während der Bebrütung des Geleges. Für die Auswertung fanden nur Angaben über 5 Minuten Sitzdauer der Vögel Berücksichtigung. Längere Phasen stillen Brütens wechselten mit solchen erhöhter Aktivität (z. B. Eier wenden, im Nest stochern, Bauverhalten, Komfortbewegungen, Herbeirufen des Partners zur Brutablösung). Das war oft mit einem Wechsel in der Sitzrichtung verbunden. Am häufigsten führten sie eine halbe und seltener eine ganze Körperdrehung durch. Die Bebrütungsintensität lag im Durchschnitt bei 20 Minuten, ehe ein Sitzrichtungswechsel vorgenommen wurde. Manchmal verharrte der brütende Vogel bis auf wenige Körperbewegungen in der eingenommenen Bruthaltung bis zur nächsten Brutablösung (z. B. am 16. 6. 87: M. max. 54 min und W. max. 49 min). Trotz Unterschieden bei den Geschlechtern war Präferenzverhalten nach SE bis S zu erkennen (Abb. 4). Bei widrigen Witterungsbedingungen (starker Wind, Regen- und Graupelschauer) zeigten sie deutlich adaptives Verhalten in Herkunftsrichtung.

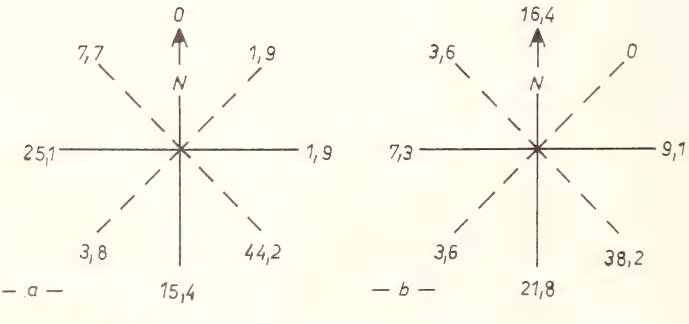


Abb. 4: Verteilung der Sitzrichtungen bei *Porzana parva* (BP III) bei der Bebrütung des Geleges (in Prozent). — a — ♂ n = 52 — b — ♀ n = 55

Brutablösung

Die Vorgänge bei den Brutablösungen beobachteten wir in 72 Fällen, und außerdem sahen wir 17mal Brutablösungsversuche. Überzog der abzulösende Partner den ungefähren Zeitpunkt des Wechsels sehr lange, schob der brütende Vogel eine oder auch mehrere Brutpausen ein.

Zur Brutablösung schreibt Koenig (1943), daß er „hierbei keine Zeremonie" sah. Doch stellten wir bei zwei Drittel unserer Beobachtungen beim Wechsel in der Bebrütung des Geleges Komfortverhalten fest. Eichstädt & Eichstädt (1983) berichten von einer „Prozedur des Putzens" in diesem Zusammenhang. Im Einzelfall kann es sich auch um Übersprunghandlungen in einer Konfliktsituation handeln (s. u.). In unseren beigefügten Protokollauszügen wird eine umfangreiche akustische Kommunikation der Brutpartner am Nest und besonders bei den Brutablösungen deutlich.

Reguläre Brutablösung

Eine Trennung in Brut- und Nahrungsrevier konnten wir bei der Kleinralle nicht feststellen. Nach der Brutablösung beginnt der brutfreie Partner mit dem Nahrungserwerb im engeren Nistbereich und dehnt seine Streifzüge u. U. einige hundert Meter weit aus (belegt durch Kontrollfänge beringter Vögel; vgl. Dittberner & Dittberner 1985). Der zum Nest zurückkehrende Partner kündigt sich manchmal bereits aus etwa 10 m Entfernung durch charakteristische „plumpsende" Laufgeräusche und oft auch stimmlich an. Andererseits kann auch der brütende Vogel rufen. Meist bleibt der ankommende Vogel in der Nähe des Nestes stehen, bis sein Partner vom Gelege geht. Gibt es Verzögerung, wird diese mit Komfortverhalten überbrückt. Dabei kommunizieren die Brutpartner akustisch, wie die Protokollauszüge von den Brutablösungen zeigen:

17. 6. 84 16.43 — das W. kommt aus 12 m mit „plumpsenden" Laufgeräuschen und ruft leise „gjäck"; das M. antwortet vom Nest mit leisen „dug"-Rufen; das vom W. mitgebrachte Phragmitesblatt nimmt das M. nicht ab, sondern läuft still in das Revier; das W. läßt das Blatt fallen, ordnet das Nest, führt Komfortverhalten durch und brütet weiter.

16. 6. 87 16.52 — W. von 2 m „pterit", „zit" (Erregungs-/Warnrufe); M. vom Nest leise „dug-dug-dug . . ."-Rufreihen mehrmals wiederholend.

16.54 — W. steht vor dem Nest und führt Komfortverhalten durch; das M. drückt sich fest in die Nestmulde und ruft ständig leise „dug-dug-dug . . .".

16.55 — M. verstummt, erhebt sich zur Brutablösung, und beide Vögel gehen dicht aneinander vorbei.

Bei den Brutablösungen führte am häufigsten der ankommende Partner vor dem Nest Komfortverhalten durch (n = 34) mit 47%-Anteil. Beim brütenden Vogel beobachteten wir ein solches Verhalten (n = 14) mit 20%-Anteil. Wenige Male (n = 6) putzten sich beide zugleich bei den Brutablösungen, das entspricht einem 8%-Anteil. Bei einem Viertel der Beobachtungen (n = 18) wurde kein Komfortverhalten gezeigt.

Diese Ergebnisse sind Ausdruck unterschiedlicher Brutbereitschaft der Partner. Akustische Kommunikation und ein mehr oder weniger ausgeprägtes Komfortverhalten vermittelten und führten zu weitestgehender Synchronisierung im Brutablauf. Einige Konfliktsituationen bei den Brutablösungen kamen vor:

16. 6. 84 11.33 — Rufwechsel zwischen dem brütenden M. und sich annäherndem W.; letzteres bleibt am Nestrand abwartend stehen, dann weitere Rufe zwischen den Partnern.

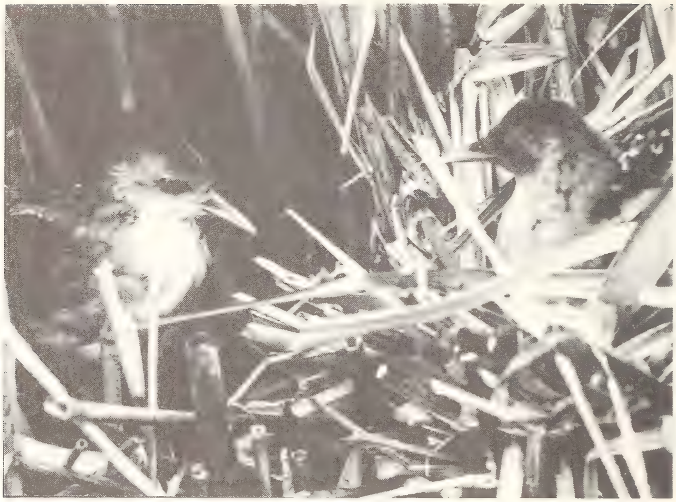


Abb. 5: Vor der Brutablösung steht das Kleinrallen-Weibchen abwartend am Nest, während das Männchen noch weiterbrütet.

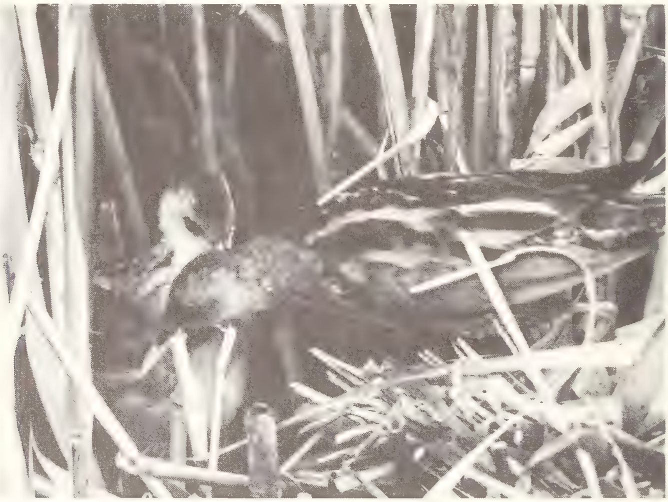


Abb. 6: Brutablösung. Das Kleinrallen-Männchen verläßt das Nest, und das Gelege bleibt nur wenige Sekunden unbedeckt, bis das Weibchen weiterbrütet.

11.36 — W. besteigt jetzt das Nest und drängt das M. förmlich vom Gelege. Letzteres weicht widerstrebend und verläßt langsam das Nest, um dann dem Nahrungserwerb nachzugehen.

16. 6. 87 12.58 — M. brütet und beginnt leise „wud-wud-wud . . .”-Rufreihen, die sich 4 Min. lang mit kurzen Unterbrechungen immer wiederholen. Mit „plumpsenden” Laufgeräuschen erscheint das W. am Nestrand und führt 1 Min. lang Komfortverhalten durch, währenddessen das M. ganz still weiterbrütet. Nunmehr steigt das W. mit einem Fuß auf den Rücken des M. Letzteres hackt jedoch unvermittelt abwehrend mit dem Schnabel zum Körper des W. Doch verläßt das M. schnell über eine Bülte und einen schrägstehenden Schilfrohrhalm den Nestbereich. Das W. setzt die Bebrütung des Geleges fort.

16. 6. 87 14.17 — W. ruft 3 m vom Nest entfernt „wud-wud-wud . . .”-Rufreihen und führt in Nestnähe angelangt Komfortverhalten durch. Das M. antwortet zweimal „wud” und steckt anschließend den Schnabel ins Nest, dabei hält es den Hals eingezogen unter weiteren „wud”-Rufen. Als das W. jetzt zur Bekräftigung der fälligen Brutablösung auf den Nestrand steigt, kommt es zwischen den Partnern zu wechselseitigen Hackbewegungen. Daraufhin verläßt das M. plötzlich sehr rasch das Nest, und das W. brütet sofort weiter.

Bei den Drohbewegungen handelt es sich um ein „Scheinhacken”, denn die Schnabelhiebe führen ins „Leere” dicht am Körper des Partners vorbei.

Brutablösungsversuche

Als Paar III parallel mit der Bebrütung des Geleges auch die pull. aufzog, dehnte es die Brut-/Huderzeiten aus. Die längeren Sitzperioden führte überwiegend das M. durch. Dabei kam es mehrfach zu Brutablösungsversuchen, die das W. 13x und das M. 2x anstrebte. Die Handlungsabfolge entsprach jener der regulären Brutablösung. Der am Nest erscheinende Vogel brachte jetzt fast jedesmal eine Futterportion im Schnabel mit, übergab sie dem brütenden Partner, der sie an die Nestjungen verfütterte. Dabei wurde in 13 Fällen Komfortverhalten vom am Nest erscheinenden Vogel (1x M. und 12x W.) durchgeführt. Im Gegensatz zur sonst üblichen Brutablösung führte die sich auf dem Nest aufhaltende Ralle meist Komfortverhalten aus (10x M. und 1x W.). Gelegentlich kam es vor, daß beide Partner in geringem Körperabstand zueinander kurz danach nochmals in ihrem Gefieder umherstocherten. Der auf dem Nest befindliche Vogel setzte sich wieder nieder, während dann der andere noch einmal zum Partner und/oder pulli schaute und sich danach in den weiteren Revierbereich entfernte. Obwohl beide Altvögel einige Male in unmittelbarer Körpernähe nebeneinander bzw. voreinander standen, kam es zu keiner Auseinandersetzung mehr. Nur in vier Fällen der Brutablösungsversuche zeigte der brütende Vogel kein Komfortverhalten.

Die Brutablösungsversuche führten zu Konfliktsituationen, die sich bis zu Übersprunghandlungen steigerten:

20. 6. 87 11.14 — W. übergibt dem M. eine Larve, die einem pull. weitergereicht wird; das W. bringt eine „dug”-Rufreihe und zeigt Komfortverhalten.

11.15 — W. führt Komfortverhalten nochmals durch, läuft über den Nestrand am M. vorbei; fast am Ausgangspunkt angekommen, zeigt es erneut Komfortverhalten; nun beginnt auch das M. plötzlich mit Komfortverhalten im Nest stehend (Übersprung), doch setzt es sich gleich wieder zum Weiterbrüten nieder. Das W. läuft daraufhin in den weiteren Revierbereich.

Bei einer Beobachtung am Nest II blieb einmal die Ursache einer unterbrochenen Brutablösung unklar. Am 17. 6. 84 (17.44) verließ das W. nach 61 Min. Gelegebebrütung das Nest, als das M. noch einige Meter vom Nest entfernt scharf, aber nicht laut „zick” bzw. „tschick” rief und außerdem „plumpsende” Geräusche erzeugte (Drohverhalten gegenüber einem Feind?). Beide Altvögel trafen sich etwa 8 m vom Nest entfernt unter leisen, rauhen „queck”-Rufreihen (2x). Nach 4 Minuten Stille kamen beide in Nestnähe. Das W. rief 1x „zick”, und danach bringt es eine „wut”-Rufreihe. Nach weiteren 2 Min. (17.50) klettert es auf das Nest und brütet weiter, während das M. sich langsam in das Revier entfernte.

In der Bereitschaft zur Brutablösung zeigten sich neben individuellen auch sozial bedingte Unterschiede, z. B. in der Kontaktaufnahme zwischen den Partnern, dem Status des Brut-/Huderstadiums und dem Feindverhalten.

Bei den Brutablösungsversuchen war die stimmliche Kommunikation insgesamt gesehen gering. Am ehesten rief der ankommende Vogel leise „dug-dug-dug . . .”-Rufreihen.

Nestbau während der Bebrütung des Geleges

In der Periode der Bebrütung des Geleges baute die Kleinralle am Nest weiter. Adaptives Nestbauverhalten wird bei Neststandorten, die sich nur wenige Zentimeter über dem Wasserspiegel befinden, witterungsbedingt ausgelöst. Bei einer Brütezeit von 21 Tagen führen zwischenzeitlich auftretende Niederschläge zu einem Wasseranstieg, der dem Gelege bedrohlich werden kann. Bei feuchter Nestmulde wird die Nestbauintensität erhöht, andernfalls herabgesetzt oder ganz eingestellt.

Obwohl sich ökologisch zwei Nestbautypen unterscheiden lassen, zum einen zwischen Phragmitesstengeln und zum anderen in Carex-Bülten eingebaut, besteht das Nistmaterial hauptsächlich aus Schilfrohrblatteilen. An dem Herantragen und Verbauen dieser Niststoffe sind beide Vögel beteiligt (Abb. 7 u. 8).

Nach starken Regenfällen am Vortag mit merklichem Wasseranstieg befaßte sich das BP II schon in den frühen Morgenstunden des 16. Juni (ab 5.50 Uhr) mit dem weiteren Ausbau des Nestes. Das W. überbrachte 4 Min. nach der Brutablösung dem M. ein Phragmitesblatt zum Verbauen. Das wiederholte sich innerhalb kurzer Zeit (4 Min.) weitere 3x. Nach einer längeren Pause brachte das W. zur fälligen Brutablösung ein weiteres Blatt mit. Während das M. dasselbe verbaute, führte das W. am Nestrand stehend Komfortverhalten durch. Nach 2 Min. erfolgte die Brutablösung, und das M. ging im Revier der Nahrungssuche nach. Vorerst beteiligte es sich noch nicht am Transport des Nistmaterials. Dagegen erschien das W. nach der nächsten regulären Brutablösung unter scharfen „zeck”-Rufen (nach 2 Min.) mit einem Blatt. Noch während das M. damit im Nest arbeitete, sprang das W. in unmittelbarer Nähe einen halben Meter hoch und riß mit dem Schnabel ein weiteres Phragmitesblattstück ab, um es sofort dem M. zu übergeben. Innerhalb der nächsten 10 Min. übergab das W. weitere 8x dem M. Nistmaterial. Zur nächsten Brutablösung um 8.23 brachte das W. zwar nichts mit, aber in Nestnähe sprang es plötzlich fast 1 m hoch, riß erneut ein Phragmitesblatt ab und übergab es dem M. Während der Bautätigkeit des M. führte das W. am Nestrand Komfortverhalten durch, und danach kam es zur Brutablösung. Nach weiteren 3 Min. brachte nun erstmals an diesem Tag auch das M. Nistmaterial mit und übergab es dem W. zum Verbauen. Der Vorgang wiederholte sich weitere 4x, wobei die trockenen Phragmitesblatteile aus Entfernungen von 1—6 m herangetragen wurden. Die größte Intensität beim weiteren Nestausbau zeigte das Paar nach der folgenden Brutablösung. Innerhalb von 6 Min. (9.21—9.27 Uhr) sammelte das W. 16x Phragmitesblätter, die nach der Übergabe eilig vom M. verbaut wurden. An diesem Vormittag fand nur noch eine Brutablösung statt, und die Bautätigkeit wurde eingestellt. Bei Fortsetzung der Beobachtungen in der zweiten Tageshälfte des Folgetages gab es davon keine Abweichung. Lediglich das W. brachte zur Brutablösung um 16.43 nochmals ein Phragmitesblatt mit, welches das M. zwar abnahm, aber gleich wieder fallenließ. Die Witterungsverhältnisse hatten sich an diesen beiden Tagen gebessert. Bei anhaltendem Sonnenschein und Einpegeln des Wasserstandes erlosch die Handlungsbereitschaft zur Nestbautätigkeit in dieser Phase.

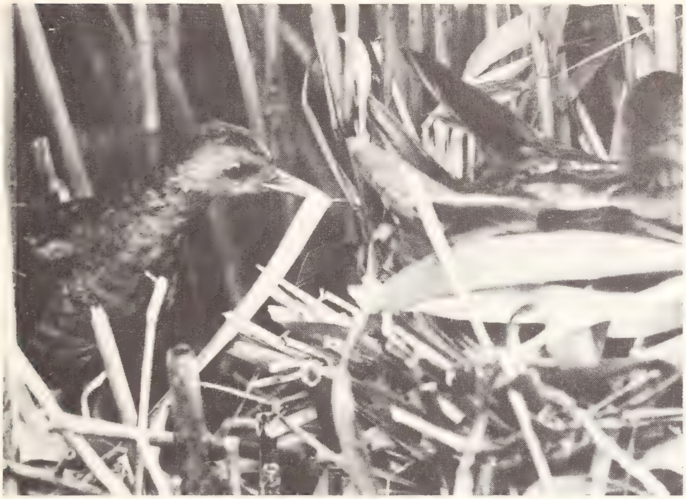


Abb. 7: Ankunft des Kleinrallen-Weibchens mit Nistmaterial (Phragmitesblatt) am Nest.

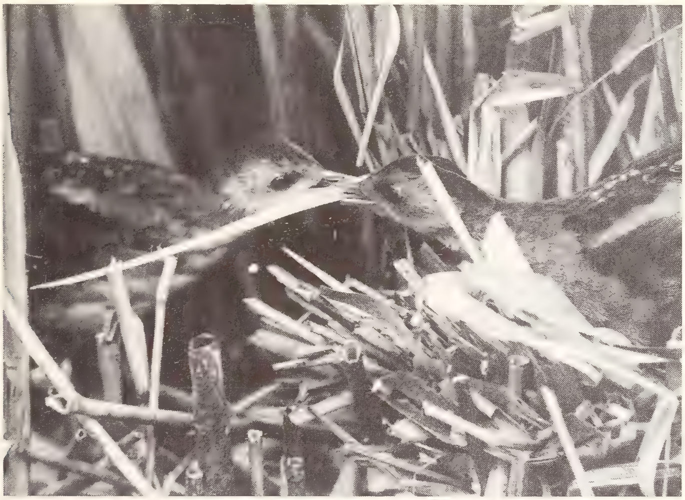


Abb. 8: Übergabe des Schilfrohrblattes durch das Kleinrallen-Weibchen an das Männchen.

Starke Regenfälle waren auch vor Beobachtungsbeginn am Nest III (16. 6. 87) niedergegangen. An den Folgetagen blieb das Wetter wechselhaft. Beim Heranschaffen von Nistmaterial war an diesem Nest das M. der weitaus aktivere Partner. Während seiner Brutpausen brachte es meist aus 5 bis 15 m Entfernung in 5 Min. 6, in 6 Min. 6, in 7 Min. 6 und in 6 Min. 21 trockene Phragmitesblatteile heran und übergab sie seinem W. zum Nestbau. Die Länge der Pflanzenteile betrug ca. 3 bis 25 cm (bei 40 Transporten im M 10 cm). Das W. schaffte in seinen Brutpausen nur gelegentlich Phragmistesblätter herbei, übergab sie aber ebenfalls immer an den brütenden Partner. Zwischen 12.11 und 12.37 sammelte das W. 4x, mit langem Hals über den

Nestrand gestreckt, jeweils ein Blattstück auf und verbaute es. Nach der Brutablösung um 12.43 übergab das W. dem M. ein Blatt, doch ließ letzteres es fallen und beachtete es nicht mehr. Am Nachmittag war dann die Bautätigkeit nur noch selten zu sehen. Innerhalb von 4 Stunden übergab das M. nur noch 8x Schilfrohrblätter an das W.

Einen Tag vor dem Schlupf der pull. wurde dem W. in zwei Fällen Nistmaterial vom M. zum Einbauen übergeben. Nach dem Schlupf der ersten Nestjungen bei Fortführung der Bebrütung des restlichen Geleges zog das M. einen frischen grünen und zwei alte (trockene) Carex-Halme ein. Ein weiterer Ausbau des Nestes fand nicht mehr statt. Als am 7. Lebenstag der pull. 3 trockene Seggenhalme über den verbliebenen Eiern lagen, trug das M. sie im Schnabel über den Nestrand weg und ließ sie nach 30 cm fallen.

Am Nest I trat bei den dort notierten Nistmaterialtransporten der Fall auf, daß der ankommende Vogel (das M.) seinen Partner nicht antraf und das Phragmitesblatt selbst verbaute. Sonst erfolgte hier ebenfalls synchrone Bautätigkeit.

Da der Nistmaterialtransport meist in großer Eile ausgeführt wurde, waren oft die „plumpsenden" Laufgeräusche zu hören.

Verhalten bei Bebrütung des Geleges und beim Schlupf

Während des Brütens sitzen die Kleinrallen die meiste Zeit verhältnismäßig still im Nest. Sie beobachten ihre Umwelt oder dösen vor sich hin. Doch werden diese ruhigen Phasen von verschiedenen Verhaltensweisen des brütenden Vogels unterbrochen, die auch jetzt die ständige Aufmerksamkeit des Beobachters erfordern, z. B. Nestbaubewegungen, Arbeit am Sichtschutz, das Wenden der Eier, Einkuschel- und Komfortbewegungen. Auch wurde auf das Schlafverhalten geachtet. Auf Reaktionen zu abiotischen und biotischen Faktoren siehe Abschnitt 8. Störungen am Nest wurden möglichst gering gehalten.

Nestbaubewegungen

Mit dem Schnabel wird das zu verbauende Blatt in die angestrebte Richtung befördert. Dabei kann es gleich am Nestrand abgelegt werden, oder der Vogel nestelt damit über dem Kopf (Abb. 9) und dreht sich auch im Nest umher. Durch „strampelnde" Bewegungen wird das vorhandene Nistmaterial „festgetreten" und durch Körperbewegung an den Nestrand nach oben gedrückt, so daß sich die Nestmulde gut ausformt. Außerdem zieht der Vogel einzelne Halm- bzw. Blatteile auch mit dem Schnabel in die von ihm bevorzugte Richtung und stochert im Nistmaterial umher. Unterstützt wird die Bautätigkeit dann wieder durch schaukelnde Bewegungen im Nest, und manchmal vibriert er dabei in Erregung mit seinen Flügeln und seinem Schwanz.

Sichtschutz

Während der Zeit größter Nestbauaktivität zur Sicherung des Geleges vor ansteigendem Wasserstand arbeitete der Vogel auch nicht in den Phasen des stillen Brütens am Sichtschutz. Die Paare vom Phragmites-Nesttyp brüteten ohnehin freier (ohne

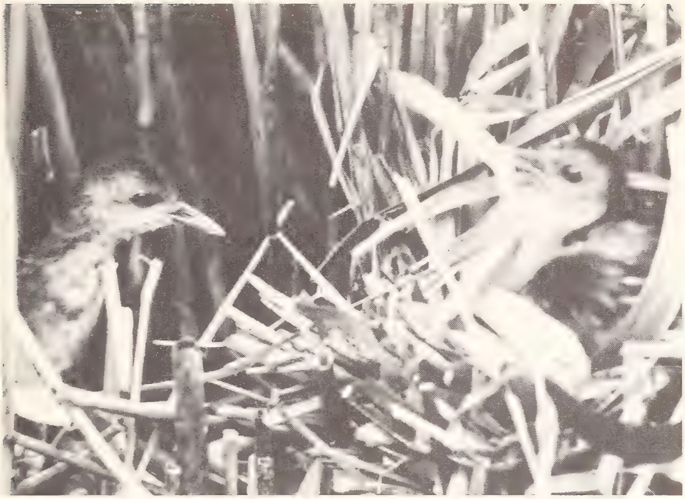


Abb. 9: Das Kleinrallen-Männchen bringt den Nistbaustoff in eine zum Einbau geeignete Lage.

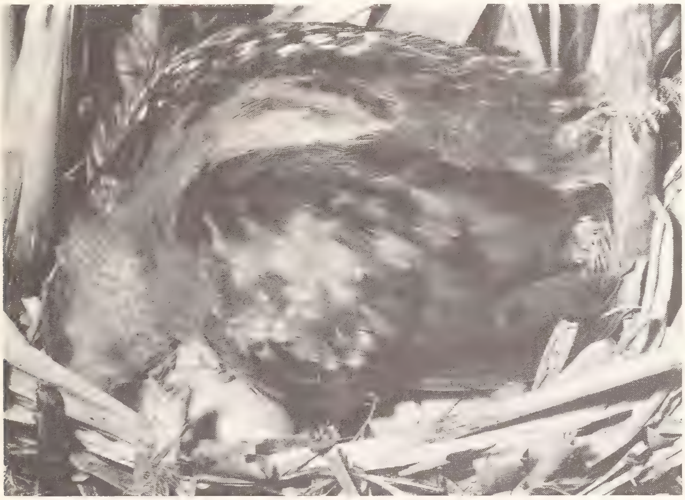


Abb. 10: Eierwenden eines Kleinrallen-Männchens (siehe Text).

direkten Sichtschutz von oben) und begnügten sich mit gelegentlicher Halmverbauung an den Nestseiten. Bei einem Paar gab sich der brütende Vogel sogar damit zufrieden, ein Halm- oder Blatteil als „Tarnung" über den Rücken bzw. um den Schnabel zu legen (s. Abb. 11). Bei den Brutpaaren des Carex-Nesttyps bestand immer natürlicher und vollkommener Sichtschutz von oben. Beim BP III zog das W. manchmal einzelne Halme (*Carex*) an der durch die Beobachter freigemachten Nestseite vor, während das brütende M. sie anschließend wieder mit in das Nest einbaute.

Eierwenden

Nach jeder Brutablösung betrachtete der weiterbrütende Altvogel das Gelege aufmerksam und stocherte danach mehr oder weniger stark zwischen den Eiern umher. Bei dieser Tätigkeit wurden die Eier nur geringfügig bewegt. Das Wenden der Eier geschah dagegen sehr gründlich. Die Eier wurden zwischen Schnabel/Kinn und Brust angehoben und regelrecht übereinander geschichtet, so daß einzelne Eier über das ganze Gelege rollten (Abb. 10). Während der Bebrütung der Eier zeigten die jeweiligen Brutpartner unterschiedlich häufig dieses Verhalten. Am Nest III wendete innerhalb von 9 Stunden das W. 24x und das M. 10x die Eier. Innerhalb einer Brutphase kam das W. dabei auf 8 Eirollbewegungen. Mit dem Schlupf der ersten pull. nahm das Eierwenden merklich ab und unterblieb ab 4. Lebenstag des ältesten Dunenjungen vollkommen.

Stochern

Das Stochern ist ein Verhaltenselement der Nesthygiene (z. B. Beseitigung von Fremdkörpern; Nacktschnecken und Insektenlarven sowie Imagines wurden als Beuteobjekte behandelt und verzehrt). Zugleich steht es in enger Beziehung zur Nestbautätigkeit (s. o.). Besonders intensiv zeigten die Vögel Stocherverhalten vor den Eirollbewegungen. Das Stochern zwischen den Eiern führte auch immer zu einem Kontakt zu diesen, und es kann in manchen Fällen auch als eine Reduzierung des Eierwendeverhaltens gedeutet werden.

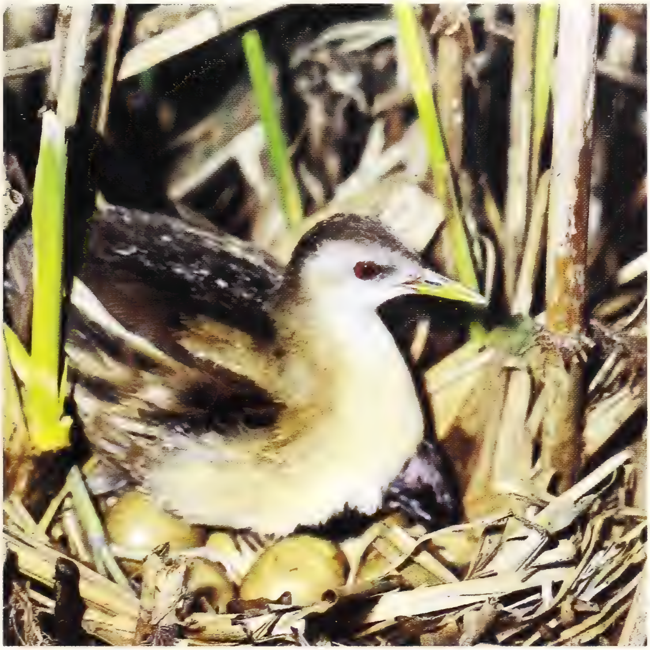
Einkuscheln

Das Niederlassen auf dem Gelege erfolgt etwas spreizbeinig, und der Vogel lockert dabei das Gefieder. Bei den einkuschelnden Bewegungen rutscht er leicht über dem Gelege hin und her. Beim festen Brüten füllt der Körper die Nestmulde völlig aus, und die Ellenbogenfedern werden abgespreizt. Einkuschelverhalten wird zwischenzeitlich bei Sitzrichtungswechsel, bei eingeschobenen Nestbau- und Komfortbewegungen oder nach Störungen, nach Hochrecken bei Blättergeraschel durch Wind u. a. durchgeführt. In unregelmäßigen Abständen kam es vor, daß sich der brütende Vogel etwas erhob, kurz die Eier betrachtete, stocherte, die Eier wendete und sich erneut einkuschelte. Die Einkuschelbewegungen erfolgten meist einmal, gelegentlich in Abständen von einigen Sekunden auch zwei- oder dreimal hintereinander.

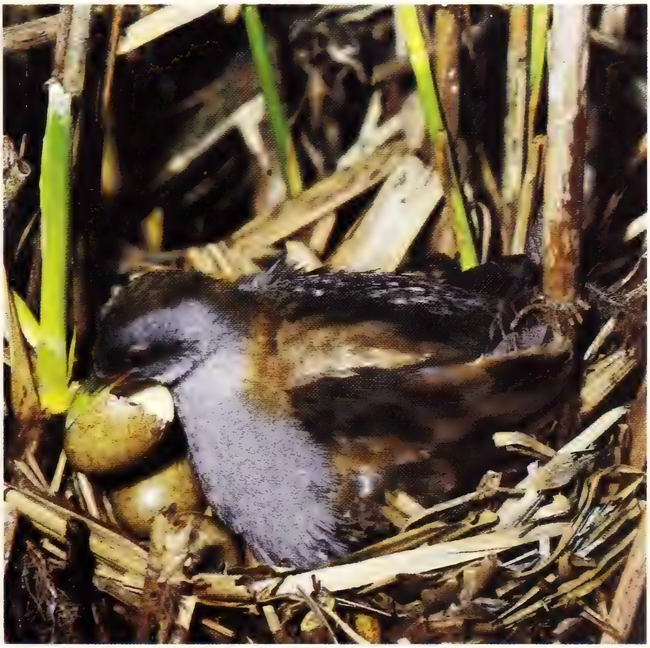
Komfortbewegungen

Beim Brüten führen die Vögel zwischendurch verschiedene Elemente der Körperpflege durch. Sie stochern im Brust-, Rücken- und Seitengefieder, an der Bürzelregion sowie an anderen Körperteilen umher. Ausgelöst wird das Verhalten offensichtlich durch sie plagende Parasiten, aber auch vom Mauserstatus. Einige Male wurde das Räkelsyndrom notiert. Zum ausgeprägten Komfortverhalten bei den Brutablösungen s. Abschnitt 4. Kratzen wurde bei den Altvögeln nur außerhalb des Nestes gesehen, z. B.:

16. 6. 87 M. übergibt dem W. bei der Brutablösung ein Blattstück, und ersteres führt vor dem Nest stehend Komfortverhalten (Brust- und Bauchgefieder) durch, dabei kratzt es sich anschließend einmal hintenherum.



Weibchen der Kleinralle nach der Brutablösung auf dem Nest, 16. Juni 1988, Lanke/Uckermark.



Männchen der Kleinralle beim Wegtragen einer Eischalenhälfte, 16. Juni 1988, Lanke/Uckermark. Aufnahmen von W. Dittberner.

20. 6. M. läuft nach der Brutablösung zum Beobachtungsversteck und versucht von unten hereinzuschauen. Dann stellt es sich daneben auf einen Schilfrohrhalm und kratzt sich am Auge; anschließend pickt es Nahrung auf.

22. 6. W. verläßt das Nest, und das ankommende M. füttert einen pull.; dann kratzt sich das M. die Kopfregion und stochert im Brustgefieder.

Ein pull. führte auf dem Nest am 8. Lebenstag (27. 6. 87) ein entsprechendes Komfortverhalten durch. Erst bepickte er seine Körperdunen, und dann zeigte er Kopfkratzen hintenherum.

Ruhe und Schlaf

Bei längerer ungestörter Brütephase legte der Vogel das Kinn auf den Nestrand und döste vor sich hin. Doch reagierte er sofort durch Hochrecken und aufmerksames Umherschauen auf abweichende Geräusche. Vor allem in den Morgen- und Abendstunden dehnten die Kleinrallen die Ruhephasen aus und schlummerten mit mehr oder weniger geschlossenen Augen, dabei den Kopf an oder auf die Nestwand gelehnt. So sahen sie auch auf dem Nest schlafen, wobei die Nickhaut sichtbar war.

Über Ruhe und Schlaf bei *Porzana parva* liegen bisher keine Beobachtungen vor (Stiefel 1976).

Flucht- und Verleiteverhalten

Während des Aufsuchens und Verlassens des Ansitzes sowie bei den Nestkontrollen achteten wir auf das Verhalten der Brutvögel. Bemerkte uns der brutfreie Partner in Nestnähe, führten seine Alarmrufe zu einem früheren Nestverlassen des brütenden Vogels als gewöhnlich. Die Fluchtdistanz lag aber kaum bei mehr als 1 bis 3 m. Sonst verließ der Vogel auf dem Gelege dasselbe erst bei Nestberührung. Zu einer Körperberührung, wie sie Koenig (1943) von seinen Forschungsergebnissen am Neusiedler See beschreibt, kam es bei uns an keinem Nest. Auch zeigten die Rallen kein Droh- oder Angriffsverhalten (z. B. Hackbewegungen). Beim Aufsuchen/Verlassen des Versteckzeltes zeigten die brütenden Vögel Fluchtintention, indem sie sich fest in das Nest drückten und nur den Kopf in die Richtung der Störung richteten. Bei den notwendigen Nestkontrollen verließen sie das Nest für wenige bis maximal 12 Min. Wie die Protokollauszüge zeigen, sind Störungen mit Nestverlassen und stimmlichen Äußerungen verbunden:

30. 6. 83 Das W. verläßt um 6.00 Uhr das Nest und warnt einmal „pitterritit". Das M. antwortet leise erregt mit „wud-wud-wud . . ."-Rufreihen. Daraufhin läuft das W. um das Nest herum, besteigt es und ordnet 3 Min. lang Nistmaterial. Dann läuft es mit dem M. zur Nahrungssuche in das Revier. Beide Vögel rufen dabei wechselseitig „dug-dug-dug . . ."-Reihen. Nach 9minütiger Abwesenheit vom Nest brütet das W. weiter.

16. 6. 84 Vor Erreichen des Versteckzeltes um 3.00 Uhr bringt das M. erregte „Wäp-wäp-wäp"-Rufreihen. Das W. verläßt das Gelege und warnt 1x leise „pitterritit". Nach 12 Min. erscheint das M. und brütet.

22. 6. 87 Bei Annäherung des Beobachters an den engeren Nestbereich um 8.00 Uhr warnt das W. aus 5 m Entfernung 5x scharf „pit" (Einzelrufe). Das M. verläßt auf 1,5 m die 4 Eier und 2 pull. Letztere verstecken sich am Rand der Carex-Bülte. Nach 4 Min. kommt das M. stumm zurück, gefolgt von den pull.; es brütet und hudert weiter.

27. 6. 87 Beim Aufsuchen des Ansitzes um 8.00 Uhr verläßt das M. auf 3 m das Nest und warnt unter mehreren „tzerrit"-Rufen. Die beiden pull. verstecken sich sofort. Als das M. nach

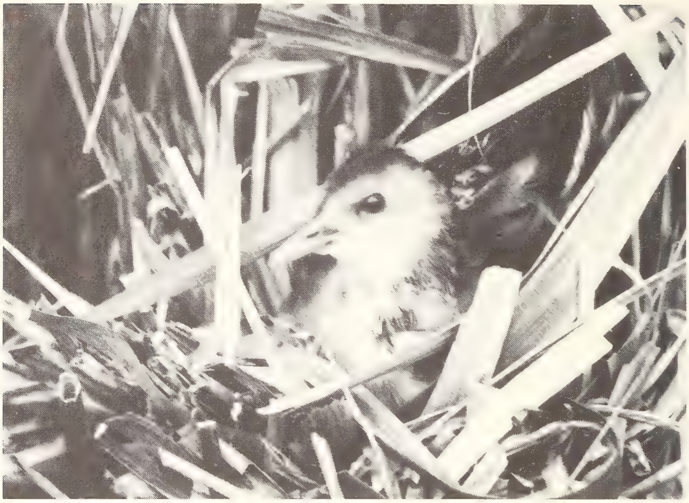


Abb. 11: Kleinrallen-Weibchen auf dem Nest in Feindalarmhaltung.

5 Min. ohne stimmliche Äußerung zurückkehrt, erscheinen auch die pull. kurz danach in der Nestmulde.

Viermal wurde Verleiteverhalten am Nest festgestellt. Solch eine Beobachtung publizierten bisher nur Veenman & Wiggelaar (1952) mit frischgeschlüpften pull. von einem M. in einem niederländischen Brutgebiet. Sie interpretierten das Umflattern, Flügellahmstellen unter Weglocken der Jungen als typische Übersprunghandlung. Gewöhnlich wird das bei Bodenbrütern verbreitete Verleiten gedeutet als Mittel, um potentielle Feinde wegzulocken (Tembrock 1978). Unsere Beobachtungen am Nest III zeigen, daß sich daran auch beide Geschlechter beteiligen können:

16. 6. Bei Ankunft des Beobachters verläßt das M. das Gelege, schwimmt einige Meter im Zickzack und stützt sich dabei, die Flügel langsam herabsenkend und wieder anhebend, auf der Wasserfläche ab. Nach dem Erreichen des Phragmitesbestandes wird das Schwimm-Lahmstellen beendet, und die Ralle läuft eilig weg.

20. 6. Das M. brütet/hudert. Um 9.12 verläßt der Beobachter für einen kurzen Moment das Versteckzelt, und das sich gerade dem Nest nähernde W. führt sofort Verleiteverhalten durch. Etwa 2 Min. läuft es sich flügellahmstellend unmittelbar vor der sich still verhaltenden Person umher. Das auf dem Nest sitzende M. reagierte nicht, worauf sich auch das W. beruhigte und, einmal „pitterritit" rufend, ohne Hast im Schilfrohrbestand verschwand.

Zur Überprüfung des Schlupfstatus um 10.00 Uhr wurde der Ansitz noch einmal verlassen. Das M. lief vom Nest und traf sofort das W. Beide führten etwa 3 m vom Nest entfernt Verleiteverhalten durch. Nach einer Minute Dauer liefen sie unter wechselseitigen Erregungsrufen („dug-dug-dug . . ."-Reihe) zum Nest. Während das M. weiterbrütete, kamen die pull. aus dem Versteck unter der Carex-Bülte hervor und krabbelten in das Nest. Das W. lief ruhig in das Revier.

22. 6. Beim Ausstieg aus dem Ansitz bei Abschluß der Beobachtungen an diesem Tag um 11.32 Uhr verließ das W. sofort das Nest, warnte wiederholt scharf „picks" und stellte sich lahm. Die pull. versteckten sich in einer benachbarten Seggenkaupe.

Aus den Beobachtungen geht hervor, daß Verleiten bei *P. parva* sowohl während der Bebrütung des Geleges als auch noch bei Nestbindung durch Dunenjunge vorkommt.

Schlupf

An allen Nestern zog sich der Schlupf der pull. über mehrere Tage hin. Die Altvögel begannen vor Ablage des letzten Eies (ab 2. bis vorletztem Ei) mit der Bebrütung. Da sich stets ein Partner auf dem Nest aufhält, wird die Bebrütung der Eier und das Hudern der bereits geschlüpften pull. zugleich durchgeführt. Am Nest IV wurde der Schlupfvorgang protokolliert und mittels Belegfotos festgehalten:

5.06 Brutablösung. Als das W. am Nest erscheint, erhebt sich das M. Im Nest befinden sich 7 Eier und ein frischgeschlüpfter pull. mit seinen beiden Eierschalenhälften (Abb. 12). Das W. brütet weiter.

5.51 M. bringt eine Futterportion (Dipteren), übergibt an das W., dieses füttert den pull., nimmt dann eine Eierschalenhälfte und trägt sie weg, während das M. weiterbrütet.

6.39 Brutablösung. Ein 2. Ei ist sichtbar angepickt. M. nimmt die 2. Eischalenhälfte mit.

7.40 Brutablösung. M. übergibt dem W. Futterportion und dieses weiter an den pull. Letzterer fast trocken, bleibt eine Min. sich selbst überlassen (Abb. 13). M. füttert pull. und brütet weiter.

7.58 M. wendet die Eier, pickt am Schlupfloch. Ein 3. Ei ist angepickt. Zweimal werden zwischendurch Wasserlarven gebracht.

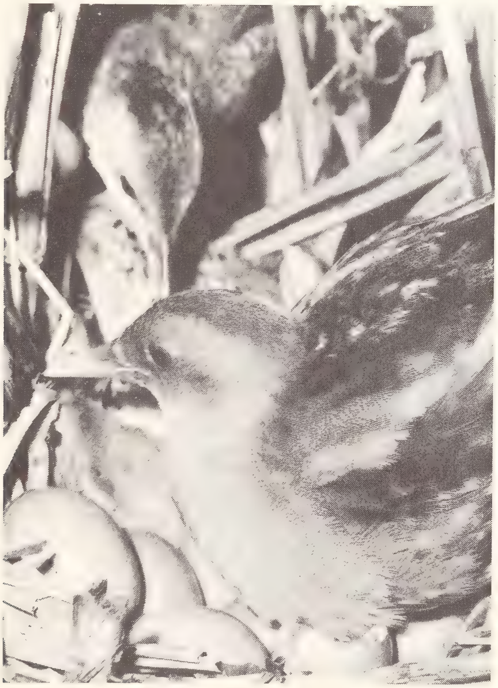


Abb. 12: Soziale Beziehungen einer Kleinrallen-Familie am Schlupftag. Ein Elter brütet/hudert und der andere übernimmt die Futterbeschaffung für die pull. (vorn M., hinten W.).

8.57 M. erhebt sich, knabbert Eischalensplitter ab und verzehrt diese. Es stochert ein wenig in das Schlupfloch und beobachtet das Abheben der Polkappe und das Ausschlüpfen seines pull.

8.59 M. packt eine Eischalenhälfte und trägt sie weg. Bei frischgeschlüpften pull. sind sofort die Augen sichtbar. Das sofort zurückkehrende M. nimmt die andere Schalenhälfte und transportiert sie ebenfalls im Schnabel ab. Danach brütet das M. weiter.

9.12 Brutablösung. Der älteste pull. zeitweise sehr agil, bepickt den Schnabel der Eltern (W.).

9.24 Brutablösung. Der älteste pull. zeigt sich an verschiedenen Stellen im Gefieder des M.

9.35 W. brütet/hudert weiter.

9.41 Das M. bringt eine Bremse, die der letztgeschlüpfte abnimmt, aber nicht verzehren kann. Nach Bearbeitung durch das M. mit dem Schnabel verzehrt der älteste pull. die Beute.

9.52 Brutablösung. Nach wenigen Min. geht das W. vom Nest und überbringt dem frischgeschlüpften eine Futterportion. Beide pull. zeigen Komfortverhalten.

10.13 Brutablösung. Das M. „döst" und die beiden pull. schlafen (s. Abb. 14).

10.48 M. bewegt das nächste im Schlüpfstadium befindliche Ei und stochert mit dem Schnabel in das Schlupfloch hinein. Bis zum Ausschlüpfen vergeht noch fast eine Stunde.

Beide Altvögel wendeten auch am Schlupftag wiederholt die Eier. Entsprechend dem Bebrütungsbeginn ab 5. Ei fielen die letzten drei pull. in eintägigem Abstand in den frühen Morgenstunden aus.

Aktionen während des Brütens und Huderns

In Anlehnung an Tembrock (1978) wollen wir an dieser Stelle nur auf spontane Verhaltensäußerungen eingehen, die wir am Nest der Kleinralle beobachteten.

Schnabelknappen

Am Nest III stellten wir diese Verhaltensweise einigemal während der Bebrütung des Geleges bei beiden Partnern fest. Nach längerem stillen Brüten ließ sich plötzlich Schnabelknappen, auch einmal in kurzen Abständen wiederholt, hören. Es könnte Ausdruck eines Drohverhaltens sein, da böiger Wind stark wechselnde Geräuschkulissen schuf. Über Instrumentallaute ist bei *P. parva* nichts bekannt (Bergmann & Helb 1982).

Gähnen

Die Terminologie des Gähnens bei Vögeln und die Erstellung einer entsprechenden Artenliste nahm Bergmann (1966) vor. Bei der Kleinralle konnten wir das Gähnen in der Brüte- bzw. Huderphase mehrmals feststellen:

21. 6. Nach 109 Min. ununterbrochenem Brüten schlummerte das M., gähnte spontan kräftig und anhaltend. Das wiederholte sich nach 10 Min. (7.44 Uhr) nochmals.

22. 6. Das M. brütete 36 Min. und schaute plötzlich erregt über den Nestrand (Ursache?), um anschließend zu gähnen (10.30 Uhr); inzwischen saß es 89 Min. auf dem Nest und sperrte unvermittelt den Schnabel zum erneuten Gähnen auf, anschließend stocherte es im Gefieder herum (11.25).

23. 6. Innerhalb von fast einer Stunde (8.56–9.47) gähnte das M. sogar dreimal.

Erwähnt sei, daß wir bei einem Dunenjungen am 4. Lebenstag dasselbe Verhalten beobachteten.

Das Gähnen ist dabei nicht nur als Ausdruck von Müdigkeit, sondern auch als deplazierte Bewegung in Konfliktsituationen zu sehen (Tembrock 1978).

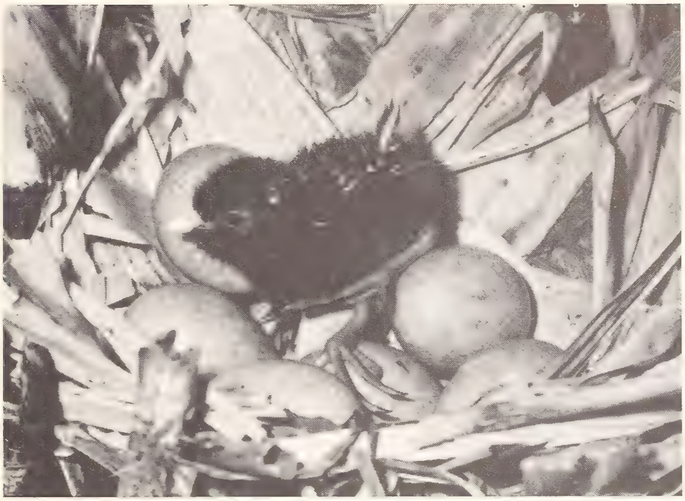


Abb. 13: Kleinrallen-Küken krabbeln kurzzeitig alleingelassen im Nest herum oder bleiben abwartend liegen.

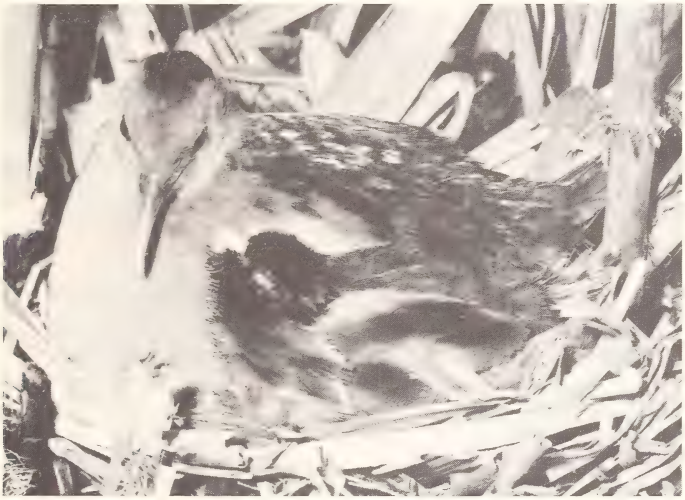


Abb. 14: Während der Altvogel (hier das M.) still brütet, schläft der pull. im Schultergefieder.

Zum Einfluß von abiotischen und biotischen Faktoren

Aus autökologischer Sicht soll an dieser Stelle auf einige Faktoren Bezug genommen werden, die auf die Kleinralle im Nestbereich einwirken (Tischler 1977). Unter den abiotischen Faktoren waren es insbesondere meteorologische Einflüsse, die sichtbar das Verhalten der Vögel beeinflußten. Von den belebten Komponenten sind intraspezifische Beziehungen am Nest in anderen Abschnitten behandelt worden. Im folgenden wird hauptsächlich auf interspezifische Beziehungen zu mitbewohnenden Vogel-

und Säugetierarten eingegangen. Organismen, die zur Nahrung dienten, finden im Abschnitt trophischer Faktor gesonderte Berücksichtigung.

Beziehungen zu meteorologischen Faktoren

Wind: Bei starken Windböen, die die Phragmitesbestände in wechselnder Stärke durchpeitschten, entstanden Raschelgeräusche unterschiedlicher Intensität. Die jeweils brütenden Vögel reckten sich dann im Nest hoch und schauten erregt über den Nestrand in die Umgebung (Fluchtintention). Dabei sträubten sie manchmal sichtbar das Gefieder. Danach kuschelten sie sich meist wieder ein. Niederschläge: Bei anhaltendem und starkem Regen, Gewittergüssen sowie Graupelschauern hielten sie den Kopf schräg nach oben, spreizten die Ellenbogenfedern stark ab und lockerten das Gefieder so auf, daß es die Nestmulde gut abschirmte. Einmal baute der brütende Vogel bei Dauerregen intensiv im und am Nest, während der Partner das Nistmaterial zutrug. Im weiteren Ausbau, verbunden mit Nesterhöhung bei Wasseranstieg durch Niederschläge, wird ökologisch plastisches Verhalten der Kleinralle deutlich sichtbar (s. hierzu S. 8). Temperatur: Durch die kontinuierlichen Brutablösungen zwischen den Partnern bestehen optimale Bedingungen für den gesamten Brutablauf am Nest. Wohl erst als Folge des Freimachens der geschützt angelegten Nester kommt es in Hitzeperioden zum Hecheln und starkem Badebedürfnis beim Brüten, wie es Gauckler & Kraus (1963) beschreiben und abbilden. Licht: Bereits bei der Wahl des Neststandortes ist Präferenzverhalten für gut überdachte (schattige) Plätze (Carex-Typ) bzw. dichtes Stengelwachstum im Knickstratum (halbschattig) vom Phragmites-Typ feststellbar. Diese Lokalität muß freien Zugang über Wasserblänken, Wildwechsel bzw. Trampelpfade, Entwässerungsgräben o. ä. haben, so daß sich die brutfreien Kleinrallen auch sonnen können (Koenig 1943).

Beziehungen zu mechanischen Faktoren

Neben den Geräuschen durch meteorologische Einflüsse (s. o.) wirken noch weitere akustische Reize, die das Verhalten von *P. parva* am Nest beeinflussen. Auf Grund der intraspezifischen Bedeutung wird die akustische Kommunikation gesondert behandelt. Bei „plumpsenden" Geräuschen unterscheiden die brütenden Vögel zwischen dem sich annähernden Partner (sie brüten meist ruhig weiter) oder einer Schermaus (brütender Vogel merkt sofort auf! — weiteres s. u.). Menschliche Stimmen, auch aus größerer Entfernung (z. B. Rufe der Fischer), führen zu entsprechender Reaktion. Taktile Reize können während der Bebrütung der Eier, beim Schlupf der pull., beim Komfortverhalten (z. B. Bepicken, Kotballenabnahme), bei der Futterübergabe an den Partner und an die Dunenjungen eine Rolle in der Kommunikation spielen. Es fiel auf, daß der brütende Vogel auf geringe abweichende Wellenbewegung sofort mit erhöhter Aufmerksamkeit reagierte.

Beziehungen zu mitbewohnenden/vorkommenden Säugetieren

Bisamratte (*Ondatra zibethicus*) — Am 16. 6. 87 erschien um 18.01 Uhr 4 m vom Nest eine Bisamratte, und das sich in der Nähe aufhaltende W. rief 1x „queck" und danach mehrmals „wud". Das M. blickte erregt in diese Richtung über den Nestrand. Mit dem Wegtauchen des Bisams entspannte sich die Situation. Als dieser nach 5 min wiederum in Nestnähe auftauchte, warnte das W. aus 3 m heftig mit dem Alarmruf „pterrit". Das M. drückte sich in das Nest und verhielt sich völlig still. Nach einer Minute entfernte sich das Säugetier schwimmend.

Am 23. 6. 87 tauchte und platschte eine Bisamratte um 7.11 Uhr in etwa 5 m Entfernung vom Nest, wobei das *parva*-M. sofort und längere Zeit angespannt in diese Richtung schaute.

Schermaus (*Arvicola terrestris*) — Die Art lebt in allen Kleinrallen-Brutrevieren. Freß- und Tauchgeräusche der Nager beobachtete der brütende Vogel aufmerksam. Annäherungen an das Nest beobachteten wir nicht, solange es die Altvögel bewachten. Am Nest IV kletterte am 16. 6. 88 eine Schermaus um 6.21 Uhr aus dem Wasser und fraß unbehelligt in 30 cm Abstand vom brütenden *parva*-M. frische Carex-Halme. Die Ralle lehnte sich abwartend in diese Richtung auf den Nestrand. Die Schermaus stellt sicher eine Gefahr für die Bruten der Kleinralle dar, doch bevor ihre völlige Vernichtung vorgenommen wird, wie es ungarische Ornithologen fordern (vgl. Szabo 1969/70), sollte überprüft werden, ob nicht eigenes menschliches Fehlverhalten zu den hohen Verlusten bei den Rallen führte.

Wanderratte (*Rattus norvegicus*) — Obwohl unmittelbare Auseinandersetzungen zwischen Ratten und Rallen nicht beobachtet werden konnten, gab es deutliche Hinweise darauf. Mehrmals fingen sich auch Wanderratten in für den Rallenfang aufgestellten Prielfallen (Dittberner & Dittberner 1985). In einem Fall wiesen Eischalenreste auf Fraß durch *R. norvegicus* hin, und in einem anderen Fall verschwanden die Eier nacheinander spurlos. Bemerkte der im Brutrevier umherstreifende Partner einen potentiellen Feind, gab er scharfe Alarmrufe, die den brütenden Vogel zum Verlassen des Geleges und zum Hinzueilen veranlaßten. In Entfernungen um 10 m vom Nest (für den Beobachter nicht in allen Fällen einsehbar) kam es zu heftigen Kämpfen mit platschenden Geräuschen. Der vordem brütende Vogel oder beide Partner kehrten jeweils äußerlich unversehrt zum Nest zurück.

Hermelin (*Mustela erminea*), Baummarder (*Martes martes*), Fuchs (*Vulpes vulpes*), Fischotter (*Lutra lutra*) und Marderhund (*Nyctereutes procyonoides*) sowie Wildschwein (*Sus scrofa*) — Sie lösten beim Durchstreifen von *parva*-Revieren bei den Brutpaaren Feindalarm aus.

Beziehungen zu mitbewohnenden/vorkommenden Vogelarten

Bleßralle (*Fulica atra*) — Interspezifische Beziehungen von brütenden Kleinrallen zu ihr Brutrevier mitbewohnenden bzw. -nutzenden Bleßrallen sind sehr augenfällig. Bei Feindalarm (z. B. Suchflug der Rohrweihe) durch *F. atra* schauten die auf dem Nest sitzenden Kleinrallen aufgeregt umher. Ebenso verhielten sie sich bei mit lauten platschenden Geräuschen ausgeführten Revierkämpfen oder dem Nahrungstauchen der Bleßrallen. Als eine Bleßrallenfamilie ca. 3 m vom Nest umherschwamm und Nahrung suchte, gaben die pull. plötzlich Angstrufe von sich, und das gerade brütende *parva*-M. zeigte sofort Fluchtintention (es sprang vom Gelege auf und stellte sich abwartend hin, dabei über den Nestrand blickend). In einem anderen Fall verließ die Kleinralle sogar blitzartig das Nest und kehrte erst nach 1 min zum Weiterbrüten zurück. Andererseits drückte sich der brütende Vogel noch fester in das Nest, oder es kam zu Konfliktverhalten. Bei Warnrufen einer Bleßralle sprang das *parva*-W.

erschreckt hoch, schaute aufgeregt in die Richtung des Rufers, stocherte 2x kurz zwischen den Eiern und brütete weiter. Genannte Beispiele sind exemplarisch, da ähnliche Beobachtungen wiederholt gemacht wurden.

Wasserralle (*Rallus aquaticus*) — In den Brutrevieren von *P. parva* war auch die Wasserralle präsent. Auf die lauten Balz- und Warnrufe letzterer erhöhten die brütenden Kleinrallen selten ihre Aufmerksamkeit. Am ehesten erhoben sie den Kopf und schauten in Richtung Rufer. Als am 20. 6. 87 eine Wasserralle warnte, reagierte das gerade ankommende W. am Nest mit „dug-dug-dug . . .”-Rufreihen. Bei Erregungsrufen einer Wasserralle und Drohplatschen einer Bleßralle mit Jungen stand das Kleinrallen-W. im Nest auf und schirmte mit dem rechten Flügel seine pull. ab.

Rohrweihe (*Circus aeruginosus*) — Auf dem Nest brütende und/oder hudernde Kleinrallen verhielten sich gegenüber den täglich hier revierenden Rohrweihen still und drückten sich fest in das Nest. Nur bei Feindalarmrufen von Wasserralle oder Bleßralle sowie Erregungsgesang von Drossel- und Teichrohrsänger schauten die brütenden Vögel über den Nestrand (teilweise schräg nach oben blickend).

Stockente (*Anas platyrhynchos*) — Bei einem flach überhinfliegenden Stockenten-Schoof brütete das M. festgedrückt im Nest weiter und schaute angespannt hinterher. Als eine Entenfamilie dicht am Nest (1 m) vorüberschwamm und anschließend in der Nähe unter Rufen badete, verfolgte das *parva*-W. das Geschehen in großer Erregung und erhob sich mehrmals vom Gelege (Fluchtintention). Ebenso verhielt sich in einem anderen Fall eine brütende Kleinralle, als ein Erpel unmittelbar neben dem Nest gründelte.

Tafelente (*Aythya ferina*) — Ähnlich wie bei der Stockente beschrieben, verhielt sich ein *parva*-W. gegenüber zwei Männchen der Tafelente, die unter Flügelschlagen, Wasserspritzen und Verfolgungsjagden Konkurrenzkämpfe durchführten.

Kuckuck (*Cuculus canorus*) — Am Felchowsee ist der Kuckuck ständig präsent, und auf seine Rufe reagieren brütende Kleinrallen nicht merklich. Auf laute Kicher-Rufe eines Kuckuck-W. aus wenigen Metern Entfernung setzte Erregungsgesang der Teichrohrsänger ein, und das brütende *parva*-W. zeigte Fluchtbereitschaft.

Buntspecht (*Picoides major*) — Eine unweit des Kleinrallen-Brutplatzes anschließende Alnus-Gehölzreihe gehörte zum Nahrungsrevier eines Buntspecht-M., das auch häufig rief. Gewöhnlich zeigten die brütenden Kleinrallen darauf keine Reaktion. Als aber der Specht am 16. 6. nur wenige Meter vom *parva*-Nest an dem nahegelegenen Erlenbäumchen herumhackte, blickte die Ralle angespannt in diese Richtung.

Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*), Rohrschwirl (*Locustella luscinioides*), Rohrammer (*Emberiza schoeniclus*), Bartmeise (*Panurus biarmicus*) — Diese Arten leben in enger Brutnachbarschaft mit der Kleinralle. Antagonistisches Verhalten zu diesen Passeres-Arten wurde nicht festgestellt. Besonders die Teichrohrsänger sangen und riefen laut und durchstreiften auch die Phragmiteshalme im Nestbereich von *parva*. Einmal reagierte das Kleinrallen-M. auf ein am Nesthalm herumhopsendes, singendes Teichrohrsänger-M. mit leisem „köw”-Ruf. Sonst schauten die brütenden Rallen nur kurz bei solchen Störungen auf. Warnrufe lösten größere Aufmerksamkeit aus (s. o.). Als am 21. 6. dicht neben dem Nest III ein Rohrschwirl heftig warnte, schaute das Kleinrallen-M. hochgereckt aufmerksam umher. Wohl als Übersprunghandlung war das plötzlich einsetzende Komfortverhalten zu werten.

Bei dicht über dem Schilfrohr fliegenden und zwitschernden Rauchschwalben (*Hirundo rustica*) oder zum Schlafplatz einfallenden und rufenden Bach-, Schafstelzen bzw. Staren (*Motacilla alba*, *M. flava*, *Sturnus vulgaris*) blickten die brütenden Rallen in die entsprechende Richtung.

Trophischer Faktor

Die Kenntnis über die Nahrung und Verhaltensweisen beim Nahrungserwerb sind bei der Kleinralle gering (vgl. Glutz v. Blotzheim et al. 1973). Untersuchungen an teilweise in Gefangenschaft gehaltenen Vögeln führte Koenig (1943) durch.

Die Nahrung ist in erster Linie animalisch. Pflanzliche Teile kommen jedoch auch in der Nahrung von *P. parva* vor. Mit der tierischen Beute wurde bei lokalem Massenvorkommen auch *Limnea* aufgenommen. Am Nest III beobachteten wir am 23. 6., wie das M. einige Carex-Halmstücke in das Nest einbaute. Plötzlich riß es ein nur 3 cm langes Stück ab und verschluckte diesen frischgrünen Pflanzenteil.

Aufnahme von Nahrung durch den brütenden Vogel trug mehr Zufallscharakter oder diente der Nestreinigung (s. S. 11), z. B.

17. 6. 84 14.03 W. erbeutet eine aus dem Wasser gekrochene Libellen-Larve.
20. 6. 87 10.26 M. schaut über den Nestrand und erbeutet einen etwa 1 cm großen Wasserkäfer.
10.39 W. verzehrt einen am Nestrand entlanglaufenden Coleoptera.
10.58 W. erbeutet eine 2 cm große Nacktschnecke, die an einem Carex-Halm entlangkroch.

Obwohl verschiedene Spinnenarten verzehrt und verfüttert wurden, packte das W. kurz zuvor (10.57) eine das Nest hochlaufende Listspinne (*Dolomedes fimbriatus*) mit dem Schnabel und schleuderte sie in hohem Bogen über den Nestrand.

Die Nahrungssuche in den Brutpausen erfolgte während der Periode der Eibebrütung fast immer erst im Abstand über 10 m vom Nest und führte in den weiteren Revierbereich. Mit dem Schlupf der pull. versorgten sie diese oft aus dem engeren Nistbezirk (im Umkreis von 2—8 m). In 20 % der Fälle begannen sie mit dem Futtersammeln für die Dunenjungen im engeren Nestbereich auch dann erst, wenn sie von weiter außerhalb zurückkamen. Sie lasen dabei die Nahrung von verschiedenen Wasserpflanzen ab und führten dazu manchmal kleine Luftsprünge durch. Auch pickten sie Beutetiere vom Schwemmaterial ab. Nicht selten tauchten die Rallen Schnabel sowie Kopf- und Halsbereich ein, um an aquatisch lebende Insekten heranzukommen. Das Nahrungsangebot an Schlammbewohnern nutzten sie mit, sofern es erreichbar war.

In den ersten drei Lebenstagen erhielten die Dunenjungen sehr kleine Nahrungspartikel. Mit zunehmendem Alter wurden größere Beutetiere oder Stücke verfüttert, die 2—3, max. ca. 5 cm Länge hatten.

Das durch Beobachtung ermittelte Beutespektrum ist in der Tabelle 3 dargestellt. Über die Nahrung der Dunenjungen der Kleinralle teilen Glutz v. Blotzheim et al. (1973) nichts mit. Die vorgelegte Beutetierliste erweitert zugleich die bisher bekannte Nahrungspalette der Altvögel (s. u.).

Fütterungsverhalten

Bereits vor dem Schlupf beobachteten wir bei dem W. von BP III Fütterungsverhalten. Ausgelöst durch feine Rufe aus dem Ei, brachte das W. nach einer Brutablösung

Tabelle 3: Nahrung der Dunenjungen (1.—10. Lebenstag) der Kleinralle (nach Sichtbeobachtungen, vgl. Text).

Beutetiere	Häufigkeit	Bemerkung
Aquatische Käfer (Imagines u. Larven)	+ + +	Größere Käfer wurden von den ad. im Schnabel zerquetscht
Odonata (Imagines u. Larven)	+ +	Beutetiere wurden bearbeitet
Lepidoptera		Präferenzverhalten für mittelgroße Falter,
— Falter	+ +	die sie meist geflügelt übergaben
— Raupen	+ + +	Nur unbehaarte Raupen (oft grüne)
— Puppen	+	dreimal beobachtet
Diptera	+ +	Vollinsekten und Larven
Heteroptera	+	Z. B. Gerridae
Ephemeroptera	+ +	Überwiegend Larven
Hymenoptera	+	Vereinzelt erkannt
Neuroptera	+	Z. B. Florfliegen, Köcherfliegen verfüttert
Trichoptera	+ +	Imagines und Larven
Megaloptera	+	Imagines und Larven
Aphidina	+ +	Verzehr bei Massenvorkommen an Phragmitesblättern und auf dem Wasser treibend
Apterygota	+ ?	Z. B. von Wasserlinsen ablesend
Arachnida	+	Kleinere Exemplare und auch Kokons
Nackt- und Gehäuseschnecken	+	Von letzteren kleine, dünnschalige Exemplare
Annelida	+ +	besonders *Tubifex*
Crustacea	+	Massenvorkommen von Daphnien und *Cyclops*, Verzehr durch die pull.

+ + + oft beobachtet/erkannt
+ + wiederholt beobachtet/erkannt
+ vereinzelt bzw. selten beobachtet/erkannt

am 18. 6. eine kleine Nacktschnecke mit, und nachdem das M. das Nest verlassen hatte, betrachtete das W. mehrere Sekunden intensiv das Gelege. Dabei hielt es den Schnabel unmittelbar an ein Ei gerichtet. Schließlich verschluckte das W. die Beute und brütete weiter.

Mit dem Schlupf der ersten pull. am Folgetag brachten die Altvögel in den beiden ersten Tagen noch sehr unregelmäßig Futter mit. Am 20. 6. vergingen einmal 90 Min. bis zur nächsten Futterübergabe. Auch brachten sie nicht bei jeder Brutablösung Nahrung mit. Während der Zeit unseres Ansitzens im Versteckzelt beobachteten wir bis zum 9. Lebenstag der pull. 111x Fütterungsvorgänge. Vom M. wurden sie 24x und vom W. 87x vorgenommen. Zeitlich lag der geringste Fütterungsabstand bei ca. 30 Sekunden (7x). Die Nahrungssuche fand dann in unmittelbarer Nestumgebung statt. Der längste Fütterungsabstand betrug beim M. 17 und beim W. 39 Min. innerhalb ihrer jeweiligen Brutpause. Im Durchschnitt erfolgten die Fütterungen beim M. alle 6,6 min (n = 23 bei 151,5 Beobachtungs-Min.) und beim W. alle 6,0 min (n = 80 bei 479 Beobachtungs-Min.). Hierbei ist nur die beobachtete Zeit der Nahrungsbeschaffung berücksichtigt. Von den 111 Fütterungen wurden in drei Fällen (= 2,7 %) gleichzeitig 2, sonst immer nur 1 pull. mit Nahrung versorgt.

Die Futterübergabe erfolgte in folgender Häufigkeit:

♀ — ♂ — pull. 71x (64,0 %)
♂ — ♀ — pull. 19x (17,1 %)
♀ — pull. 16x (14,4 %)
♂ — pull. 5x (4,5 %)

Somit wird deutlich sichtbar, daß die Übergabe der mitgebrachten Futterportionen an den Brutpartner und von diesem an ein Dunenjunges in der Handlungsabfolge dominiert. Das Abnehmen der Nahrungsbrocken vom Schnabel der Eltern bereitete den pull. anfangs Schwierigkeiten. Am 2. Lebenstag bot z. B. das M. 12x die Futterportion einem Jungen an, bevor dieses sie verschluckte. In den ersten Lebenstagen der Nestjungen waren einzelne Beutetiere zum unmittelbaren Verzehr zu groß. Die Altvögel nahmen dann entsprechende Larven oder Wasserinsekten wieder ab und zerquetschten sie mit dem Schnabel, um sie dann erneut hinzureichen. Ab 4. Lebenstag kam es vor, daß die pull. dem ankommenden Elter die Nahrung gleich abnahmen. Längeres Vorhalten von Beutetieren deutete nun an, daß die pull. gesättigt waren. Dann verzehrte der brütende/hudernde Altvogel die Nahrung meist selbst. In einigen anderen Fällen legten die Eltern das Futter zwischendurch auf dem Nestrand ab, von wo aus es dann später verfüttert wurde, oder die pull. pickten es selbständig auf. Eine unmittelbare Anregung zum eigenen Beuteerwerb beobachteten wir am 5. Lebenstag der pull. Das M. übergab um 9.30 Uhr dem W. eine 1,5 cm große, grüne, noch lebende Raupe. Das W. bot diese nicht den Jungen an, sondern legte sie auf dem Nestrand ab. Zu der sich bewegenden Beute lief sofort der älteste pull. und verzehrte sie.

Das Verhalten der pull. bei der Fütterung war unterschiedlich. Gelegentlich blieben sie unter den Flügeln des brütenden/hudernden Altvogels sitzen, und dieser fächerte sie schirmartig bei der Futterübergabe ab (Abb. 15). Häufiger hielten sich die Dunenjungen seitlich am Körpergefieder auf. Auf leise „dug"-Rufe des ankom-

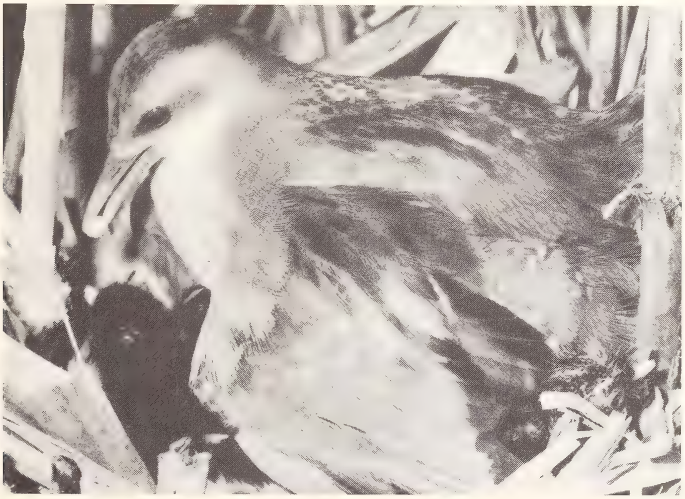


Abb. 15: Huderhaltung mit abgeschirmtem Flügel. Hier füttert das W. den ca. 3 Std. alten pull. mit einem Kokon, während der noch feuchte frischgeschlüpfte pull. am hinteren Flügelrand hervorschaut.

menden Elter reagierten sie sofort und liefen ein kleines Stück entgegen. Mit den Flügelstummeln schlagend und unter „psieh"-Rufen, nahmen sie die Nahrung ab. Am 7. Lebenstag der pull. liefen/schwammen sie dem zurückkehrenden Altvogel bis 4 m entgegen. In diesem Alter gingen die Jungvögel in einem Umkreis von einem Meter zeitweise auch dem selbständigen Nahrungserwerb nach. Ab 9. Lebenstag führte sie der Altvogel bis zu 6 m im Nahrungsrevier umher.

Huderverhalten

Eine Betreuung der Jungvögel im Nest und seiner näheren Umgebung durch beide Altvögel haben wir mind. bis zum 10. Lebenstag konstatiert. Auf Warnrufe der Elternvögel versteckten sich die pull. in der Nestumgebung. Infolge von Störungen können die pull. zu einem neu errichteten Hudernest geführt werden. Auch dort ließen sich bis zum 9. Lebenstag Dunenjunge beobachten bzw. in einem Fall durch Fang und Beringung belegen. Bis zu diesem Alter werden die Kleinrallen-Küken im Wechsel durch einen Altvogel gehudert bzw. mit Nahrung versorgt. Damit ist die Brut vor ungünstigen Witterungsverhältnissen weitgehend geschützt, und die Futterbeschaffung ist in nächster Nestumgebung bereits gesichert. So erklärt sich auch, daß der brutfreie Vogel durchaus über eine längere Zeitspanne dem Nest fernbleibt (wir konnten bis zu 90 min feststellen). Am Nest III konnten durch die günstigen Beobachtungsumstände noch einige weitere Verhaltensweisen der Altvögel zu ihren Dunenjungen festgehalten werden.

Aktivität — Unter dem Gefieder des hudernden Altvogels saßen die pull. oft bis zu 10 min still; längste festgestellte Zeit 22 min. Oft hockten sie an den Körperseiten oder an der Brust, dann fast immer in Sitzrichtung des Elterntieres. Manchmal schauten sie auch aus dem Brustgefieder heraus. In diesen Ruhephasen äußerten sie sich stimmlich wenig. Erste kleine Ausflüge führten sie ab dem 2. Lebenstag durch. Als 1 pull. sogar bis 1 m weit vom Nest sich entfernte und vereinsamt „psieh" rief, lockte das M. erregt mit lauten „dug"-Einzelrufen. Eilig schwamm er daraufhin zum Nest zurück und kletterte über dessen Rand zum Altvogel.

Reinigung — Gelegentlich führten die Elternvögel an ihren Dunenjungen Komfortverhalten durch. So bepickten sie wiederholt die Körperdunen, wobei sie meist am Kopf begannen und die Tätigkeit auf der Körperoberseite fortsetzten. Umgekehrt bepickten auch die pull. sehr eingehend die Augen- und Schnabelgegend der Eltern. Einwöchige pull. führten Komfortverhalten durch, indem sie sich an der Brust, am Bauch, an den Körperseiten und Flügelstummeln beknabberten und sich vornherum kratzten.

Kotballen — Als Nestflüchter können die pull. der Kleinralle das Nest bereits wenige Stunden nach dem Schlüpfen verlassen. Die Kotbällchen werden am Nestrand abgelegt, bzw. die ad. verzehren diese bei der Nestreinigung. Daß die Nester regelrecht erkennbar durch die Kotablage sein sollen (Ruthke 1951), konnten wir an den von uns kontrollierten Nestern nicht feststellen. Den Vorgang des Kotballenverzehrs durch die Altvögel belegen folgende Beispiele:

21. 6. 87 8.11 Nach einer Brut-/Huderablösung setzt sich das W. zum Weiterbrüten nieder. Zwei pull. laufen auf dem Nestrand umher. Das W. lockt leise „dug". Als ein pull. dort einen Kotballen ablegt, wird er vom W. sofort verzehrt.

22. 6. 87 8.53 Beide pull. laufen auf dem Rücken des W. umher. Dieses ruft leise „dug"-Reihen und nimmt von einem pull. den Kotballen direkt ab; 8.54 Der andere pull. legt seinen Kotballen auf dem Nestrand ab, und das W. verzehrt auch diesen sofort.

Balzverhalten der Altvögel setzte zum Zeitpunkt des 10. Lebenstages (27. 6.) des ältesten pull. erneut ein. Um 7.36 Uhr begann das M. mit „wäp-wäp-wäp . . ."-Balzstrophen, worauf das W. das Nest verließ und die pull. sich selbst überlassen wurden. Nach 10 Min. kehrte das W. zum Nest zurück und huderte die vereinsamt „psieh" rufenden Dunenjungen weiter. Kurze Zeit danach folgten die pull. dem Altvogel zum Nahrungserwerb in die weitere Nestumgebung. Hier erfolgte adaptives Hudern. Am 15. Lebenstag trafen wir die Kleinrallen-Familie bis zu 30 m entfernt vom Neststandort an.

Zur akustischen Kommunikation am Nest

Die Lautäußerungen der Kleinrallen am Nest haben wir möglichst genau mitprotokolliert. Beispiele für öko-ethologische Beobachtungen mit akustischen Beziehungen sind in den vorangegangenen Abschnitten mit behandelt. Zusammengefaßt lassen sich die Einzelrufe und Rufreihen folgenden Verhaltensweisen zuordnen:

Stimmfühlungsrufe — am häufigsten lassen Kleinrallen beiderlei Geschlechts „dug-dug-dug . . ."-Rufreihen hören. Bei den Brutablösungen, bei Nestbautätigkeit sowie bei der Jungenführung sind die stimmlichen Äußerungen nur auf Nahdistanz zu vernehmen. Beim Heranrufen des Partners zur Brutablösung nahm die Intensität erheblich zu. Als Abwandlungen in der Tonlage notierten wir bei den Stimmfühlungsrufen einzelne „wud", „wut", „hud", „duk" bzw. die entsprechenden Rufreihen.

Erregungsrufe — Ein brütendes M. brachte anhaltende „wäp . . ."-Rufreihen, die für die stimmliche Äußerung bei der Balz charakteristisch sind. Ähnliche Reihen klangen „wop-wop-wop . . .". In verschiedenen Situationen (z. B. Bisamratte erscheint in Nestnähe, Schermaus plumpst, Stockenten u. a. laut rufend, badend) hielten wir folgende Erregungsrufe fest (jeweils Einzelruf): „püt", „quitt", „quähp", „zeck", „queck", „gäht", „jäh", „geeh", „tschick", „zick".

Angst-/Warnrufe — Feindalarmrufe sind laute scharfe „pitteritit", „perrit", „pit"-Einzelrufe, die kennzeichnend für Störungen in Nestnähe sind. Dieser Ruf wird von Glutz v. Blotzheim et al. (1973) offenbar mit „tjiuck" umschrieben.

Lockrufe — Nur in Einzelfällen verhört, war eine Beziehung zum Partner: „quähp", „queck", „queck tetzrrr", bzw. zu den pull.: „tzierr".

Aggressionsrufe — Einzelne und scharfe, laute „ptzeck", „tzick-töck", „hud" gegenüber sich an das Nest annähernde Bodenfeinde.

Balzrufe — Vom M. vorgetragene Balzstrophen lauteten „wäp-wäp-wäp . . ." sowie „queck queck queck . . .". Als W.-Rufe wurden „perr", „pörr", „queck-teterr" und „tzirr" verhört. Diese für ledige W. kennzeichnenden Rufe (vgl. Glutz v. Blotzheim et al. 1973) wurden einige Male als Erregungsrufe am Nest gebraucht.

Von den aufgeführten Rufen verhörten wir ausschließlich vom M.: „püt" — Kurze Rufreihen in Nestnähe; „geh" — Einmal bei einer Brutablösung; „huit" — Nach einer Brutablösung; „queck-tetetrrr" — Leise in Nestnähe 5x hintereinander.

Nur vom W. verhörten wir: „dig . . ."- bzw. „didedit . . ."-Rufreihen, die der brütende Vogel leise vortrug; „quick" — Bei einer Brutablösung, die nur widerstrebend erfolgte; „gäh", „gähk", „gäht" — Einzelrufe, die einige Male in Nestnähe sowie bei Brutablösungen in Erregung vorgetragen wurden.

Das Stimmenrepertoire der Kleinralle am Nest ist umfangreicher als Glutz v. Blotzheim et al. (1973) sowie Bergmann & Helb (1982) aufführen. Die akustische Kommunikation zwischen den Partnern von *Porzana parva* war bei den Brutablösungen am auffälligsten. Während der Bebrütung der Eier verhielten sich die Vögel oft über eine halbe Stunde (max. 128 min) stumm. Die Stimmfühlungsrufe waren nur im engeren Nestbereich (bis 5 m Umkreis) deutlich hörbar. Auch die Dunenjungen äußerten sich stimmlich wenig — Ausdruck optimaler elterlicher Betreuung. Akustisch kommunizierten die pull. mit den Altvögeln durch leise „psieh"-Rufe. Bei Unbehagen nahm die Intensität und Lautstärke zu, und kräftige „psieh-ip"-Rufe waren ca. bis zu 20 m weit zu hören; doch wurde dieser Doppelruf nur sehr selten verhört. Einige Beispiele belegen die Kommunikation:

20. 6. 9.33 W. lockt bei Ankunft am Nest mit Futter im Schnabel leise „wud wud wud", übergibt es an das M., welches einen „psieh" rufenden pull. füttert. 11.04 W. fordert nach Futterübernahme vom M. mit Futteraufforderungsruf „perrit" den nächststehenden pull. zur Beutetierabnahme auf. 11.06 Während das M. mit leisen „dug"-Reihen sich auf dem Nest einkuschelt, ruft ein daneben sitzender pull. gedehnt „psieh-ip".

21. 6. 7.08 M. brütet/hudert, und das W. kommuniziert aus 4 m Entfernung mit leisen „dug" Einzelrufen; die pull. sind am Nestrand und rufen mehrfach „psieh".

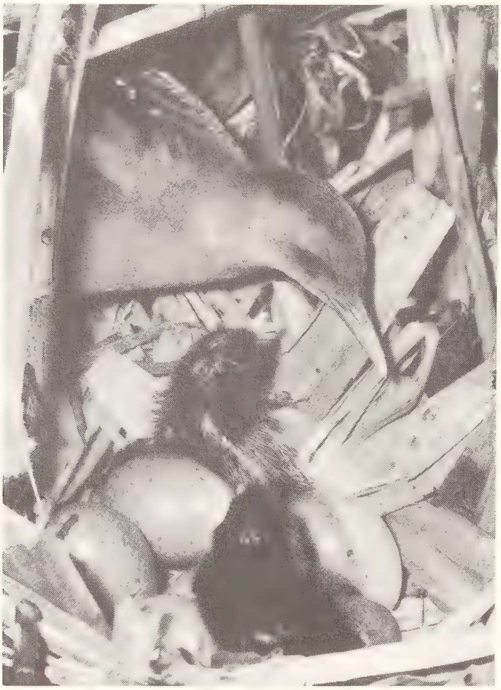


Abb. 16: Die Elternvögel kommunizieren am Schlupftag mit ihren pull. akustisch, optisch und taktil.

22. 6. 10.57 M. führt Komfortverhalten an den pull. durch, die leise „psieh" rufen.

23. 6. 7.55 M. erscheint zur Brutablösung ohne Futter, wobei die beiden pull. dem M. unter lauten Rufen entgegenlaufen.

Zischende Rufe, wie sie Koenig (1943) bei der Nestverteidigung von *Porzana parva* erlebte, stellten wir nicht fest. Wendland (1967) teilte eine Liste verschiedener Vogelarten mit, die „zischen und fauchen", erwähnt aber nicht die Kleinralle.

Danksagung

Für Literaturbeschaffung danken wir recht herzlich den Herren Dr. K. Anders (Berlin), M. Dvorak (Wien), H. Elvers (Berlin), H. Engler (Köln), G. Knötzsch (Friedrichshafen), Dr. H. Schifter (Wien), J. J. Vlug (ML Alkmaar/Niederlande) und J. Wittenberg (Hamburg).

Zusammenfassung

An vier Nestern der Kleinralle (*Porzana parva*) wurden am Felchowsee/Lanke (Kr. Angermünde) öko-ethologische Arbeiten durchgeführt. Die Ergebnisse werden durch Protokolle und Foto-Aufnahmen belegt. — Die Bebrütung des Geleges umfaßt im Mittel bei beiden Geschlechtern etwa das gleiche Zeitvolumen (beim M. 43,0 und beim W. 43,1 min). — Bei den Brutablösungen bleiben die Eier meist nur kurze Zeit unbedeckt. — Die Länge der Brutpausen betrug im Mittel beim M. 53,0 und beim W. 49,7 min. — Bevorzugte Sitzrichtungen der Altvögel beim Brüten waren bei beiden Geschlechtern nach S bis SE gerichtet. — Brutablösungen waren oft mit Komfortverhalten verbunden. — Das Verhalten der Kleinralle beim Brüten (z. B. adaptiver Nestbau bei starken Niederschlägen verbunden mit Wasseranstieg, Eierwenden, Einkuscheln, Ruhe, Schlaf, Flucht- und Verleiteverhalten, Beziehungen zum Schlupf) wird dargestellt. — Aus autökologischer Sicht werden abiotische Faktoren (Wind, Niederschläge, Temperatur, Licht, Geräusche) und biotische Faktoren (Beziehungen zu mitbewohnenden/vorkommenden Säugetier- und Vogelarten) am Nest sowie der trophische Faktor behandelt. — Die Betreuung der Dunenjungen vom 1. bis 10. Lebenstag, z. B. Hudern, Reinigung, Fütterung, Kotballenabnahme durch die Altvögel, finden Berücksichtigung. — Die akustische Kommunikation von *Porzana parva* am Nest, u. a. Stimmfühlungs-, Erregungs-, Feindalarm-, Aggressions-, Balzrufe, wird dargestellt.

Literatur

Anders, K. (1979): Untersuchungen zur Brutbiologie der Tüpfel- und Kleinralle. — Orn. Mitt. 31: 298—303.

Bergmann, H.-H. (1966): Über das Gähnen bei Vögeln. — Vogelwelt 87: 134—138.

— & H.-W. Helb (1982): Stimmen der Vögel Europas. — München, Wien.

Berndt, R. & W. Winkel (1983): Öko-ornithologisches Glossarium. — Vogelwelt. Beih. 3.

Brouwer, G. A. (1944/45): Een broedgeval van het Kleine Waterhoen, *Porzana parva* (Scop.) in Nederland? — Ardea 33: 22—39.

Dathe, H. (1934): Zur Kenntnis der Stimme von *Rallus aquaticus* L. — Mitt. Ver. sächs. Orn. 4: 136—139.

Dittberner, H. & W. Dittberner (1985): Beitrag über Maße, Gewichte und Mauser der Kleinralle (*Porzana parva*). — Orn Mitt. 37: 283—289.

Dvorak, M. (1984): Siedlungsdichte und Biotopwahl von Kleinem Sumpfhuhn (*Porzana parva*) und Wasserralle (*Rallus aquaticus*) im Schilfgürtel des Neusiedler Sees. — Wiss. Arb. Burgenland 72, Sonderbd.: 446—454.

Eichstädt, W. & H. Eichstädt (1983): Ein Beitrag zur Brutbiologie der Kleinralle. — Falke 30: 310—311.

Feindt, P. (1968): Vier europäische Rallen. Schallplatte.

Gauckler, A. & M. Kraus (1963): Die Sumpfhühner der Gattung *Porzana* als Brutvögel Nordbayerns. — Anz. orn. Ges. Bayern 6: 525—540.

Glutz v. Blotzheim, U., K. M. Bauer & E. Bezzel (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 5. — Frankfurt/M.

Heinroth, O. & M. Heinroth (1924/33): Die Vögel Mitteleuropas. Berlin.

Kalitsch, L. v. (1934): Vom Brutgeschäft des Kleinen Sumpfhuhns. — Beitr. Fortpfl.-Biol. Vögel 10: 31—32.

Koenig, O. (1943): Rallen und Bartmeisen. — Niederdonau Natur und Kultur. H. 25. Wien u. Leipzig.

— (1952): Ökologie und Verhalten der Vögel des Neusiedlersee-Schilfgürtels. — J. Orn. 93: 207—289.

Kux, Z. (1959): Ein Beitrag zur Bionomie der Bartmeise (*Panurus biarmicus rossicus* Brehm) und des Kleinen Sumpfhuhns (*Porzana parva* Scop.) an südmährischen Teichen. — Acta Mus. Moraviae Scient. Nat. 44: 139—170.

Lippert, W. (1974): Zweiter Brutnachweis von *Porzana parva* in der Elbaue südlich Tangermünde (Altmark im NSG Schelldorfer See). — Beitr. Vogelkd. 20: 237—242.

Makatsch, W. (1974): Die Eier der Vögel Europas. Bd. 1. — Leipzig, Radebeul.

Mauersberger, G. (1978): Über Umfang, Modalitäten und Bedeutung des ökologischen Plastizitätsbereiches. — Ann. Orn. 2: 57—104.

Robien, P. (1924): Beobachtungen an *Porzana parva* in Pommern. — Orn. Mber. 32: 1—4.

— (1951): Die Brutvögel des Mönnegebietes im pommerschen Oderdelta. — Orn. Abh. 11: 1—40.

Ruthke, P. (1934): Beobachtungen am Kleinen Sumpfhuhn, *Porzana parva*. Beitr. Fortpfl.-Biol. Vögel 10: 1—5.

Schiermann, G. (1929): Zur Brutbiologie des Kleinen Sumpfhuhns, *Porzana parva*. — J. Orn. 77: 221—228.

Schwerdtfeger, O. (1977): Ökologie der Tiere. Bd. 1. Autökologie. 2. Aufl. — Hamburg, Berlin.

Stiefel, A. & W. Berg (1965): Selten gehörte Lautäußerungen vom grünfüßigen Teichhuhn (*Gallinula chloropus*). — Vogelwelt 86: 24—28.

— (1976): Ruhe und Schlaf bei Vögeln. N. Brehm-Büch., Bd. 487. — Wittenberg/Lutherstadt.

Szabo, L. V. (1969/70): Vergleichende Untersuchungen der Brutverhältnisse der drei *Porzana*-Arten in Ungarn. — Aquila 76/77: 73—115.

Tembrock, G. (1978): Verhaltensbiologie. — Jena.

Veenmann, J. & A. J. Wiggelaar (1952): Waarnemingen van *Porzana parva* (Scop.) in 1951. — Ardea 40: 80—83.

Wendland, V. (1967): Zischen und Fauchen bei Vögeln, insbesondere bei Eulen. — Beitr. Vogelkd. 12: 402—411.

Wüst, W. (1979): Avifauna Bavariae. Bd. 1. — München.

Zimmermann, R. (1937): Zur Fortpflanzungsbiologie der Wasserralle. — Mitt. Ver. sächs. Orn. 5: 105—111.

Hartmut Dittberner, Rotenseestraße 16, DDR-2330 Bergen/Rügen. Winfried Dittberner, A.-Bartel-Str. 8, DDR-1330 Schwedt/Oder.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 1	S. 59—62	Bonn, März 1990

Nesting of the Manx Shearwater (*Puffinus puffinus* Brünnich, 1764) on the Island of Tenerife (Canary Islands)

Efraín Hernández, Manuel Nogales, Vicente Quilis & Guillermo Delgado

Abstract. Nesting of the Manx Shearwater (*Puffinus puffinus*) on the Island of Tenerife has been confirmed for the first time. A total of seven burrows have been localized on a ledge of a deep ravine in the NW of the island, 3 km inland. Four of them showed definite signs of being occupied whereas the remaining three were abandoned possibly as a result of predation by rats (*Rattus rattus*). Furthermore, several birds have been heard at other localities during the breeding season thus indicating the possibility of the existence of other colonies still to be discovered.

Key words. Seabirds, breeding, *Puffinus puffinus*, Canary Islands.

Introduction

Although the Manx Shearwater has long been suspected of breeding in the Canary Islands (Koenig 1890; Le Grand et al. 1984; Martín 1987), definite proof has only been obtained recently on the island of La Palma (Martín et al. 1989).

Bibliographic references concerning the species' presence on Tenerife are very scarce. Reid (1887) observed hundreds off the coast of La Orotava in March of the same year, and Meade-Waldo found it abundant around Garachico (fide Bannerman 1914). Koenig (1890) received a specimen collected on the island, while Bannerman (op. cit.) mentions that R. Gómez (a local collector) obtained an individual from the island in June, which was deposited in the Alexander Koenig Museum (Bonn) though without label and origin.

More recently, Martín (1987) mentions the finding of two dead specimens, one on the Anaga Rocks and the other on the nearby coast.

As regards to specimens present in local collections, we only know of the existance of three. Two are in the Godiño brothers collection (La Laguna), one of which was obtained in the mentioned town in February 1920, and the other at Punta del Hidalgo on 29 July 1924. The third is deposited at the Natural History Museum in Santa Cruz, having been found at El Médano in September 1988 (TFMC/VA-364). All three birds correspond to the typical subspecies.

On the other hand, Martín et al. (1989) reported that some birds had been heard inland at various localities in the NW of the island (Tierra del Trigo, Barranco de Cuevas Negras and Barranco de Los Cochinos) where the species is popularly known as "papagayo".

Methods

Between 16 May 1987 and 10 June 1989, the above mentioned areas were surveyed on twenty occasions with the aim of locating precisely possible nesting sites. The initial results indicated that a large number of birds were present in the Barranco de Los Cochinos (barranco =

ravine) which corresponded to the locality that apparently offered the best conditions for breeding.

Bearing in mind the fact that on La Palma the breeding sites of *P. puffinus* are mainly located on the edge of cliffs or inaccessible ledges where sufficient soil and vegetation exist, areas that did not meet these conditions were rejected beforehand. Consequently, this reduced the survey area to just a 1 km section of the east wall of the gorge, opposite Las Moraditas.

Owing to the inaccessibility of the area, nocturnal listening stations were established on the opposite side (300 meters away) or in the bed of the gorge. Most observations were undertaken between February and March, coinciding with the courtship period. The time spent at each station was, in all cases, more than 60 minutes ($\overline{x} = 125$; $N = 13$) between 17.40 and 24.00 hours.

From the contacts obtained, it was possible to delimit three main zones for which the birds showed the highest preference. Two of these were rejected in light of their inaccessibility whilst in the case of the other, access routes which facilitated closer observations, were opened up through the dense vegetation.

Study Area

Morphologically the Barranco de Los Cochinos is very similar to the gorges of the N and NE of La Palma. The head of the ravine is a wide polylobed watershed while the course is short and narrow though extraordinarily deep. In its last sector, the walls are vertical with sheer drops of up to 300 m.

The vegetation present in the higher areas consists of laurisilva more or less well conserved which, on descending, mixes with more thermophilous elements. The lateral cliffs are mainly covered with rupicolous plants belonging to the genera *Aeonium*, *Sonchus* and *Echium*, while in fissures and on ledges where some soil and humidity exist numerous trees have established themselves, especially on the east wall.

Results and Discussion

On 10 June 1989, seven nesting burrows were localized on a ledge (accessible only by ropes) of the east wall of the gorge, 3 km inland and 450 m a.s.l. (U.T.M. coordinates 28RCS221370). This ledge which is orientated to the north, lies 150 m above the bed of the barranco. In width, it does not exceed 10 m being covered with an appreciable amount of soil and presenting an inclination of approximately 35 ° (Fig. 1).

The vegetation is fundamentally composed of trees and shrubs amongst which the most abundant are the arboreal species *Erica arborea*, *Viburnum rigidum* and *Hypericum canariense*, the creepers *Semele androgyna* and *Smilax canariensis* together with the shrubs *Globularia salicina*, *Sonchus acaulis* and *Echium* cf. *virescens*.

Surprisingly two small stone walls (0.5 m high) are present on the site. These indicate that the spot was formerly cultivated though having been abandoned at least 100 years ago. Although partially dismantled, these walls have contributed efficiently to retain the soil.

Precisely five of the burrows had been excavated in the soil of one of these two terraces while the remaining two had their entrance holes between the stones of one of the walls. In this context, it is interesting to note that the species has exceptionally been found nesting under buildings in the British colonies on Skomer and Skokholm (Cramp & Simmons 1977) while on the east coast of the United States, a pair even nested under a boat (Buckley & Buckley 1984).

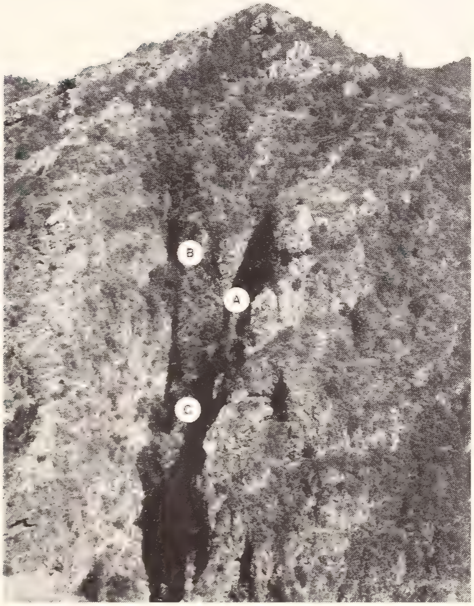


Fig. 1: General view of the breeding area of *Puffinus puffinus* in the Barranco de Los Cochinos (Tenerife). Point "A" indicates the location of the colony discovered while points "B" and "C" refer to possible breeding sites.

Of the seven burrows, three were found to be abandoned and partly filled in with soil and dry leaves, whilst in the remaining four, fresh droppings and feathers were present, together with down in the case of two. In addition, two egg-shells (one with signs of having been bitten by rats) and a keel were found nearby.

The minimum distance between two adjacent burrows was 0.6 m while the maximum was 5 m. The entrance holes in three of the cavities measured were on average 19.6 cm wide and 10.3 cm high. The structure of the burrows hindered an inspection of their interior.

A corpse of a rat (*Rattus rattus*) and various droppings were found in the immediate surroundings, the latter presenting the characteristic odour of seabirds. Predation of this murid on various procellariiforms has been reported by several authors (Moors & Atkinson 1984; Atkinson 1985; Cheylan 1985) and possibly represents the cause why three of the burrows were abandoned, a similar phenomenum having been observed by Martín et al. (1989) on the island of La Palma.

Owing to the steep orography of the Barranco de Los Cochinos and the peculiar biology of *Puffinus puffinus*, any estimation of the size of the breeding population is very difficult. However, on the basis of the data available, the number of breeding pairs is around 20.

Finally, the results from nocturnal listening stations during the appropriate season in the Barranco de Rodrigo (Guía de Isora), the cliffs above Garachico, Barranco de

Ruiz and Barranco de Godínez (El Realejo) (F. Siverio, pers. comm.), have indicated that nesting could occur in low numbers at other sites on the island.

Acknowledgements

We would like to express our most sincere gratitude to D. Juan Luis Rodríguez, for collaborating in the hard fieldwork and to Dr. Aurelio Martín who not only assisted us in the field, but also criticized the manuscript.

Zusammenfassung

Es werden erstmals Brutnachweise des Schwarzschnabel-Sturmtauchers (*Puffinus puffinus*) auf der Insel Teneriffa gemeldet. Sieben Nisthöhlen wurden auf einer Felskante einer tiefen Schlucht im NW der Insel ausgemacht. Vier wiesen eindeutige Zeichen der Besetzung auf, während die übrigen drei verlassen waren, möglicherweise als Folge von Störungen durch Ratten (*Rattus rattus*). An anderen Stellen wurden während der Brutzeit mehrere Vögel gehört, was darauf hindeutet, daß noch andere, bisher unentdeckte Kolonien bestehen.

References

Atkinson, I. A. E. (1985): The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on Island Avifaunas. — In: Moors, P. J. (ed.): Conservation of Island Birds. ICBP Technical Publication. № 3: 35—81.

Bannerman, D. A. (1914): The distribution and nidification of the tubinares in the North Atlantic Islands. — Ibis 10 (2): 438—494.

Buckley, P. A. & F. G. Buckley (1984): Seabirds of the North and Middle Atlantic Coast of the United States: their status and conservation. — In: Croxall, J. P., P. G. Evans & R. W. Schreiber (eds.): Status and Conservation of the World's Seabirds. ICBP Technical Publication № 2: 101—133.

Cheylan, G. (1985): La predation exercee par le Rat Noir *Rattus rattus* sur les oiseaux de mer nicheurs dans les îles mediterraneennes. — In: Oiseaux marins nicheurs du Midi et de la Corse. Annales du C.R.O.P. nº 2, Aix en Provence. pp. 27—29.

Cramp, S. & K. E. L. Simmons (eds.) (1977): The Birds of the Western Palearctic. Vol. I. — Oxford University Press. 722 pp.

Koenig, A. (1890): Ornithologische Forschungsergebnisse einer Reise nach Madeira und den Kanarischen Inseln. — J. Orn. 38: 257—488.

Le Grand, G., K. Emmerson & A. Martín (1984): The status and conservation of seabirds in the Macaronesian Islands. — In: Croxall, J. P., P. G. Evans & R. W. Schreiber (eds.): Status and Conservation of the World's Seabirds. ICBP Technical Publication № 2: 377—391.

Martín, A. (1987): Atlas de las aves nidificantes en la Isla de Tenerife. Instituto de Estudios Canarios. Monografía XXXII. 275 pp.

—, G. Delgado, M. Nogales, V. Quilis, O. Trujillo, E. Hernández & F. Santana (1989): Premières données sur la nidification du Puffin des Anglais (*Puffinus puffinus*), du Pétrel-frégate (*Pelagodroma marina*) et de la Sterne de Dougall (*Sterna dougallii*) aux îles Canaries. — L'Oiseau et R.F.O. 59 (1): 73—83.

Moors, P. J. & I. A. E. Atkinson (1984): Predation on seabirds by introduced animals, and factors affecting its severity. — In: Croxall, J. P., P. G. Evans & R. W. Schreiber (eds.): Status and Conservation of the World's Seabirds. ICBP Technical Publication №2: 667—690.

Reid, S. G. (1887): Notes on the birds of Tenerife. — Ibis 5 (5): 424—435.

Efraín Hernández, Manuel Nogales, Vicente Quilis, Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, Tenerife, Islas Canarias.
Guillermo Delgado, Museo Insular de Ciencias Naturales, 38080 Santa Cruz de Tenerife, Islas Canarias.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 1	S. 63—79	Bonn, März 1990

Shallow-water Pycnogonida from Kenya and Sri Lanka, with descriptions of three new species

Hans-Georg Müller

Abstract. 15 species of shallow-water Pycnogonida are recorded from Kenya and Sri Lanka. *Ammothella stauromata* Child, 1982, *Tanystylum tubirostrum* Stock, 1954, *Anoplodactylus anarthrus* Loman, 1908 and *Anoplodactylus tarsalis* Stock, 1968 were found in the Indian Ocean for the first time. Three species new to science, *Ammothea watamu* n. sp., *Callipallene kenyensis* n. sp. and *Anoplodactylus krappi* n. sp. are described.

Key words. Pycnogonida, Kenya, Sri Lanka, records, *Ammothea watamu* n. sp., *Callipallene kenyensis* n. sp., *Anoplodactylus krappi* n. sp.

This paper is based on two surveys carried out by the author in 1989 in Kenya and Sri Lanka. Samples in Kenya have been taken at low tide in the vicinity of Watamu, south of Malindi. 12 species in 6 genera with 3 species new to science could be collected in that area. Number of species found in Sri Lanka has been very much lower, possibly due to the freshwater influence of the Bentota-river at the west-coast, only 1 km south of the area studied. 4 species in 4 genera have been found, all belonging to species with a wide distribution in the Indo-Pacific Ocean. One species, *Tanystylum bredini* Child, 1970 could be collected in both Kenya and Sri Lanka.

Specimens are deposited in the Senckenberg-Museum, Frankfurt a.M., Germany (SMF) and the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany (ZFMK).

Systematic Account

Ammotheidae

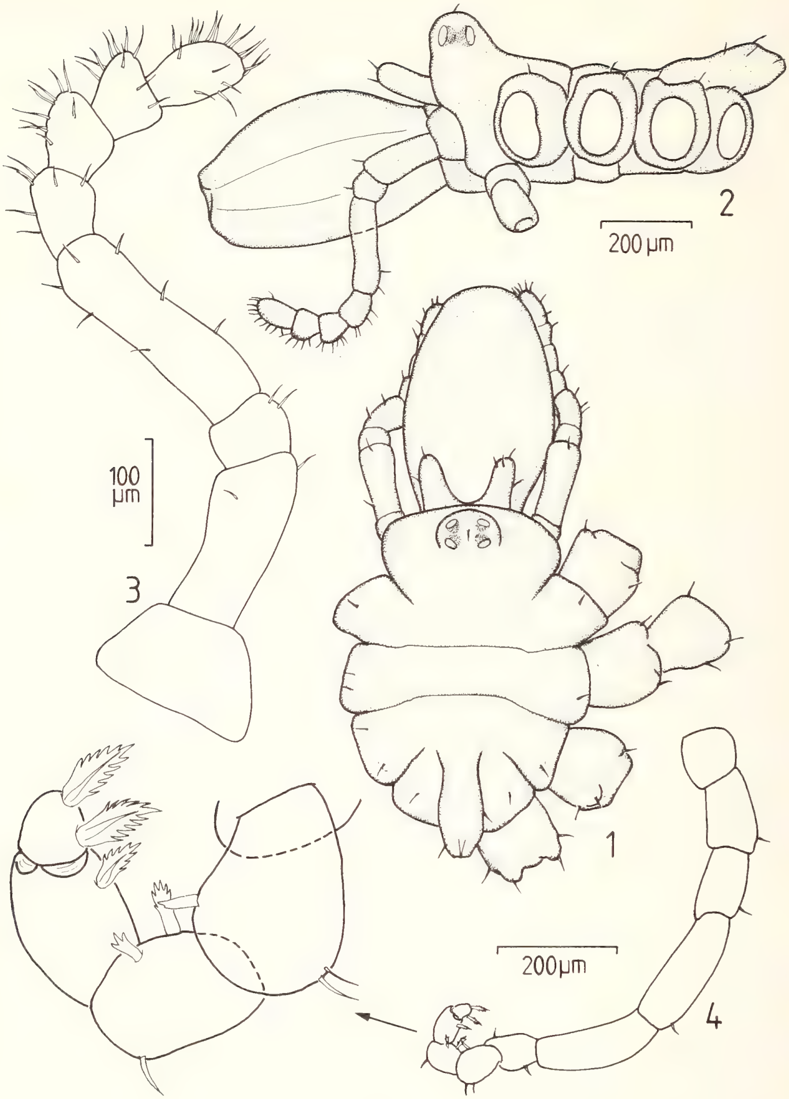
Ammothea Leach, 1814

Ammothea watamu n. sp. (Figs 1—6)

Holotype: ♂ (SMF 1610), Kenya; near Watamu, south of Malindi; dead corals covered with algae, 0—0.5 m, exposed locality, 24 July—7 August 1989. Paratypes: 2 ♂, 2 ♀, 2 juv. (ZFMK), collected together with holotype.

Diagnosis: *A. watamu* n. sp. is characteristic through its features intermediate between the genera *Ammothea* and *Tanystylum*. There is no suture line between 3rd and 4th trunk somite, the three anterior trunk somites have no trace of dorsal tubercles and the chelifores are unisegmented stumps. The lateral processes are touching, bearing 1—2 short dorsodistal setae.

Description (♂): Outline of trunk broad-oval, suture line lacking between third and fourth segment. Lateral processes touching, all with 1—2 short dorsodistal setae. Ocular tubercle wider than long, distally broadly rounded, apex with short simple seta.



Figs 1—4: *Ammothea watamu* n. sp., ♂ holotype: 1) dorsal view; 2) lateral view; 3) palp; 4) oviger.

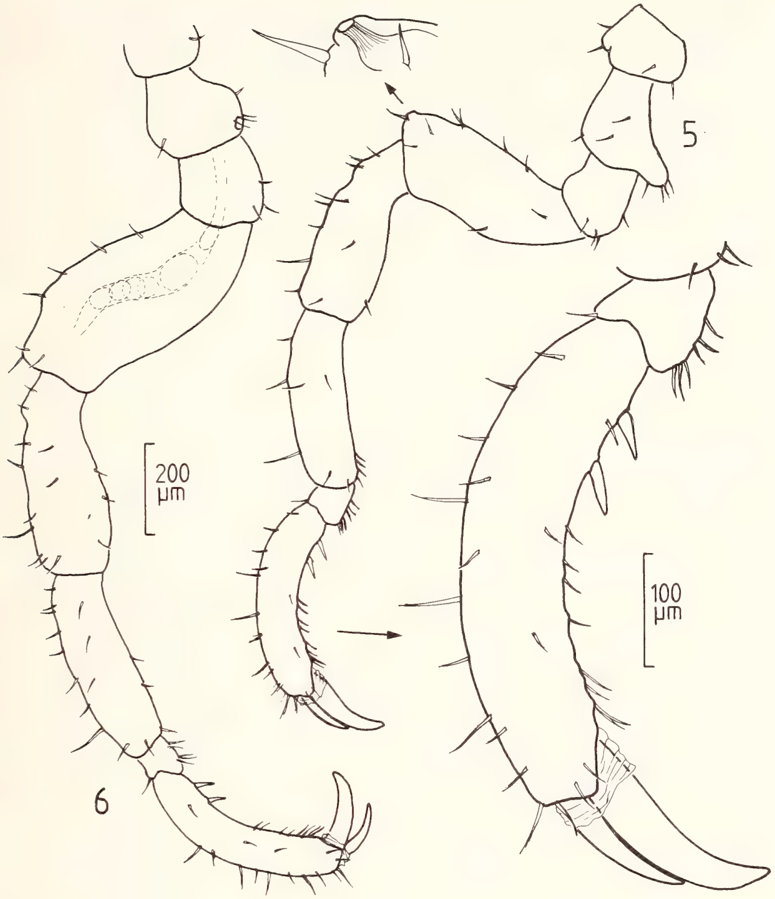
Eyes relatively large, oval and well pigmented.

Proboscis broad-oval, about 1.6 times longer than wide and ¾ of trunk length.

Abdomen roughly cylindrical, distally narrowed with 2—3 simple setae, not reaching beyond proximal half of first coxae of 4th lateral processes.

Chelifores 1-segmented, without trace of chelae, rather short (about ⅓ of proboscis length), armed with 2—4 short setae in distal half.

Palpi 8-segmented; basal segment widest, subequal in length to ovate 8th segment;



Figs 5—6: *Ammothea watamu* n. sp. — 5) ♂ holotype, 3rd leg; 6) ♀ paratype, 3rd leg.

fourth segment longest, 1.3 times longer than second. In particular, segments 5—8 with several short lateral and ventral setae.

Oviger 10-segmented; segments 1—3 and the more elongate segments 4—5 subequal in length; terminal segment smallest; 7th segment with distal bidentate spine; segments 8 + 10 with a pair of leaf-like, 9 with only one, compound spines, largest on terminal segment.

Legs relatively short and robust, armed with several short setae, mostly dorsal and lateral on tibiae and propodus; coxae 1 and 3 subequal in length; second coxa 1.6 times longer than coxae 1 and 3, with oval ventrodistal genital spur (reminiscent of genus *Achelia*); femur and tibia subequal in length, femur the more robust segment; dorsodistal cement-gland-opening located on very short, rounded tubercle; tarsus very short, of ⅕ propodus length, bearing about 6 short, ventral setae; propodus relatively slender, well curved, without heel; sole with two strong spines in proximal third, distally with about 8 short setae; main claw curved, robust, of 0.44 propodus length; auxiliaries robust, slightly curved, of two thirds length of main claw.

Measurements (mm):

Length of trunk (anterior margin of cephalic segment to tip of abdomen)	0.78
Width of trunk (across first lateral processes)	0.61
Length of proboscis	0.53
Length of abdomen	0.27
Third leg:	
Coxa 1	0.15
Coxa 2	0.21
Coxa 3	0.16
Femur	0.39
Tibia 1	0.38
Tibia 2	0.38
Tarsus	0.10
Propodus	0.45
Main claw	0.19

♀: quite similar in habitus to ♂; second coxae of legs shorter and more robust than in ♂, lacking ventrodistal genital spur; also, femur slightly longer and more robust than in ♂.

Etymology: The specific name is derived from the type locality, Watamu.

Distribution: Kenya.

Remarks: *A. watamu* n. sp. is remarkable within the genus, having characters of both the genera *Ammothea* and *Tanystylum*. Actually I see no close affinities to other species. However, there may be relationships to *Ammothea ovatoides* Stock, 1973 from Australia. This species also has the chelifores reduced to elongate stumps and an oval proboscis. The more slender habitus with narrowly separated lateral processes and the 9-segmented palpi distinguish that species easily from *A. watamu* (see Stock 1973: 103, fig. 1).

Ammothella Verrill, 1900

Ammothella indica Stock, 1954

Material: Kenya, near Watamu. — 1 ♂, 5 juv. (ZFMK); dead corals covered with algae, 0—0.5 m, exposed locality, 24 July—7 August. 1 ♂, 1 ♀, 4 juv. (SMF 1611); from dead corals covered with algae, 0—0.5 m, strongly exposed locality near reef slope, 7 August 1989.

A. indica is very common in the Indo-Pacific Ocean. On the African continent it was known only from the Durban area, South Africa (Stock 1959: 551).

Ammothella stauromata Child, 1982

Material: 1 ♀ (ov.) (SMF 1612), Kenya; near Watamu, dead corals covered with algae, 0—0,5 m, exposed locality, 7 August 1989.

A. stauromata is widely distributed in the tropical Indo-Pacific Ocean. It has been reported from the Marshall Islands (Child 1982 a: 271), the Philippines (Child 1988: 5), Moorea, Society Islands (Müller 1989: 125), American Samoa (Nakamura & Child 1988: 809) and the Fiji Islands (Müller, in press, a). The present record is the first from the Indian Ocean. More often it has been taken on coral reefs at depths from the intertidal down to 3 meters. The specimen from Kenya is unique through the presence of functional chelifore fingers in an ovigerous female.

Ammothella tippula Child, 1983

Material: Sri Lanka; near Moragalla, south of Beruwala. — 1 ♂ (ov.), 1 ♀ (ZFMK), reef-flat; from algae and sediment in shallow rockpools, 11 May 1989. 1 ♀ (ov.) (ZFMK), inner reef edge; from dead barnacles covered with algae, intertidal, 14 May 1989. 1 ♀ (SMF 1613), sea-grass-bed on reef-flat, 7—16 May 1989. 1 ♀ (SMF 1614), reef-flat near outer reef-edge; from barnacles, intertidal, 7—16 May 1989.

A. tippula apparently has a wide distribution in shallow water in the Indo-West-Pacific. In the Indian Ocean it was known only from Aldabra Atoll, Seychelles (Child 1988 b: 51) and La Réunion (Müller, in press, b).

Nymphopsis Haswell, 1885

Nymphopsis curtiscapus Stock, 1974

Material: Kenya; near Watamu, south of Malindi. — 2 ♂ (ov.), 3 ♀, 3 juv., deposited as follows: (1 ♂ [ov.], 2 ♀ ZFMK; 1 ♂ [ov.], 1 ♀, 3 juv. SMF 1615); dead corals covered with algae, 0—0.5 m, exposed locality, 7 August 1989. 1 juv. (ZFMK); dead corals covered with algae, 0—0.5 m, strongly exposed locality near reef slope, 24 July—7 August 1989.

This species was known only from Madagascar and Somalia (Stock 1982: 187). The up to now unknown female is quite similar in its general habitus to the male with the exception of having much shorter ventrodistal genital spurs on the second coxae of the 3rd and 4th leg.

Tanystylum Miers, 1879

Tanystylum bredini Child, 1970 (Figs 7—15)

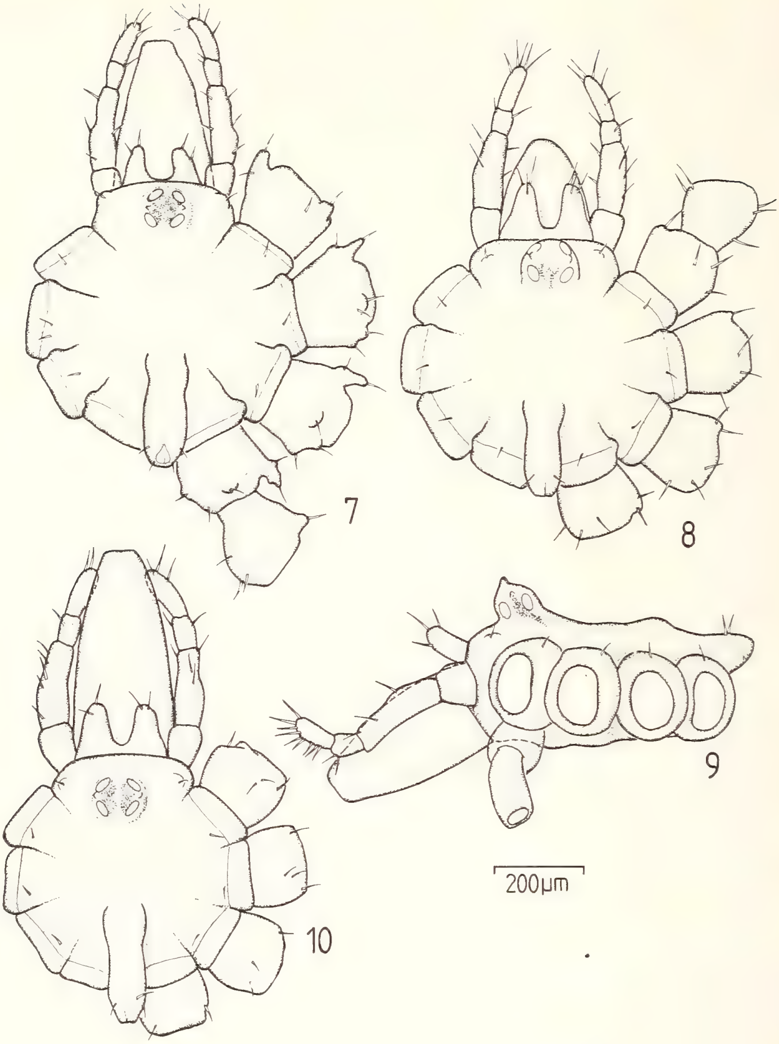
Material: Kenya. — 1 ♂, 2 ♀ (ov.), 1 juv. (ZFMK); near Watamu, south of Malindi; dead corals covered with algae, 0—0.5 m, exposed locality, 24 July—7 August 1989. Sri Lanka. — 12 ♂ (9 ov.), 3 ♀, 3 juv. (SMF 1616); near Moragalla, south of Beruwala; reef-flat near outer reef-edge, from barnacles, intertidal, 7—16 May 1989.

Although the variability of that species has been shown by Müller (1989: 132, Figs 11—21) based on material from Moorea, Society Islands, it was found to be useful to take in consideration some differing features in specimens from Kenya and Sri Lanka. The single male found in Kenya has the anterodistal spiny tubercles of the first coxae somewhat longer than specimens reported from Moorea. Contrary, specimens from Sri Lanka have these tubercles on the first coxae almost entirely reduced and have the terminal palp segment shorter than in material from Moorea. The shape of the ovigera and legs of both males and females from Sri Lanka are in good agreement with the material figured by Child (1970) and Müller (1989). Up to now *T. bredini* was known only from French Polynesia and the Seychelles (Child 1988 b: 52).

Tanystylum tubirostrum Stock, 1954 (Figs 16—20)

Material: 1 ♂ (ov.) (SMF 1617), Kenya; near Watamu, south of Malindi; dead corals covered with algae, 0—0.5 m, exposed locality, 24 July—7 August 1989.

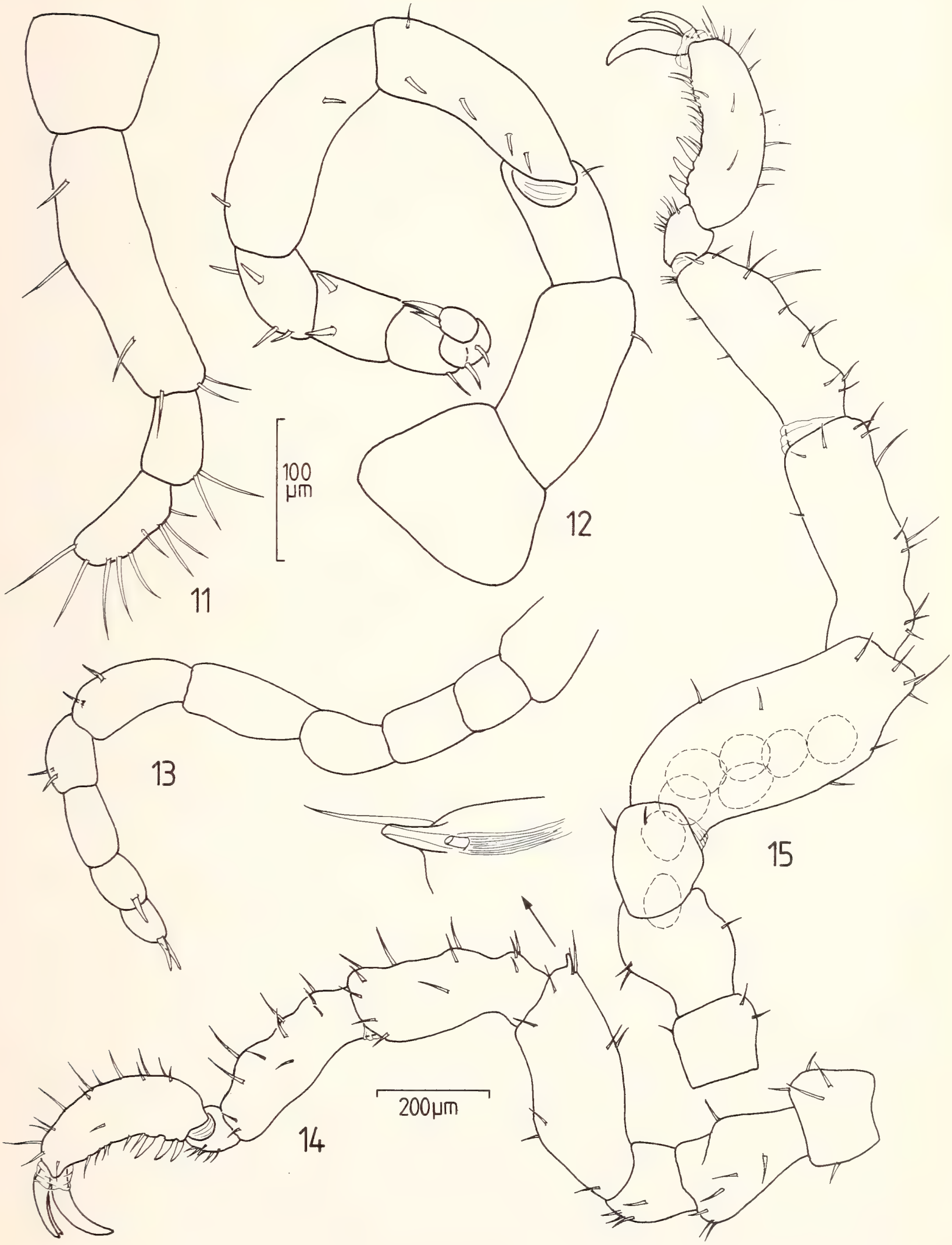
The type locality for this species is the island Bonaire in the southern Caribbean. Later it was found at several other locations in the tropical western Atlantic, which are listed in Child (1982 b: 363). In the Indo-Pacific Ocean it was known only from the Pacific coast of Panama (Child 1979: 34). This is now the second record for the



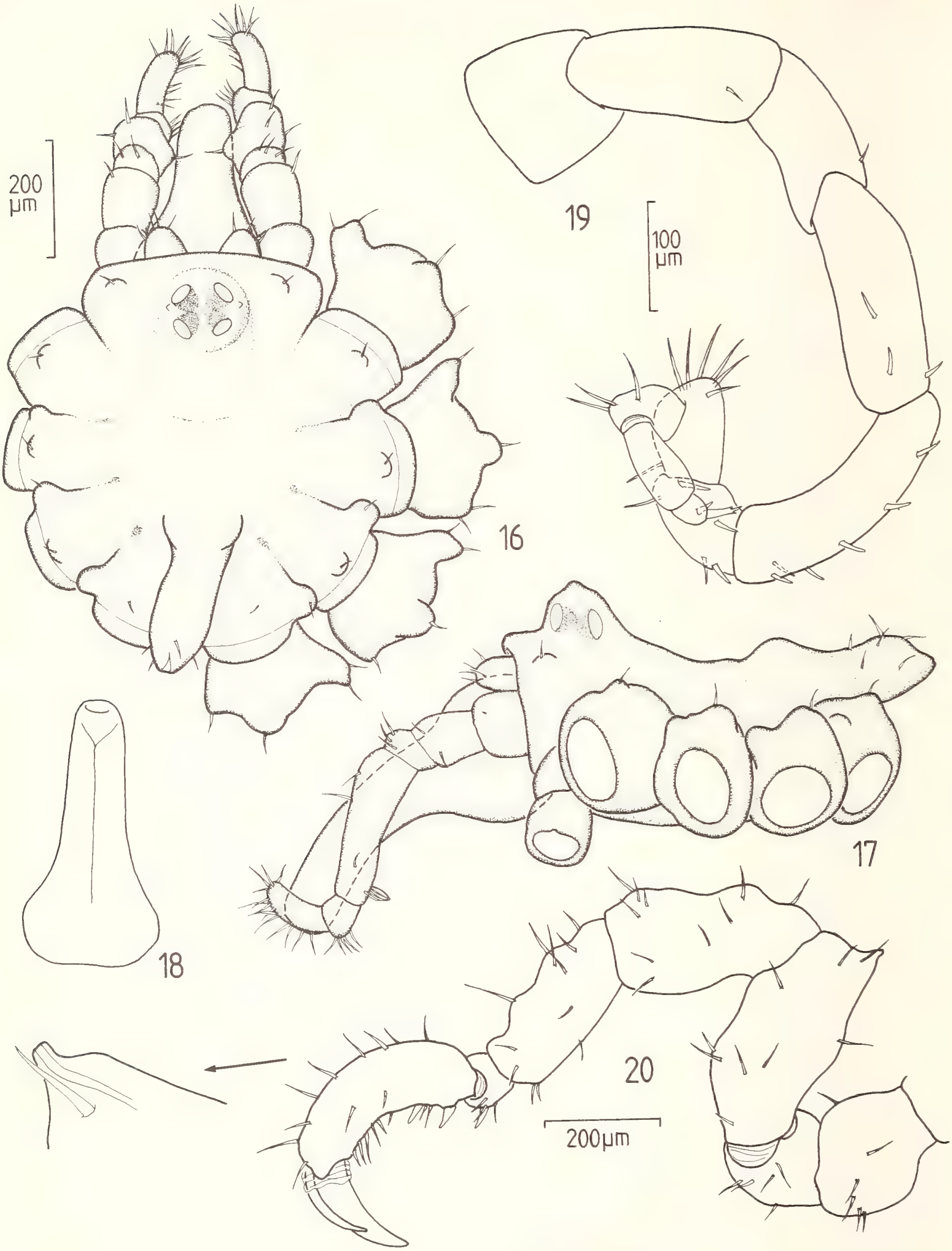
Figs 7—10: *Tanystylum bredini* Child, 1970: 7) ♂, dorsal view, Kenya; 8) ♂, dorsal view, Sri Lanka; 9) same specimen, lateral view; 10) ♀, dorsal view, Sri Lanka.

species from the Indo-Pacific and it greatly extends the known distribution to the east coast of Africa.

There are only minor differences to the original description (Stock 1954 a: 117, figs 24, 25). The single male found in Kenya has the chelifores slightly more projecting and the distal apophysis of the 7th oviger segment shorter and more rounded. Specimens I examined from Panama Pacific (U.S. National Museum number 170514) lack any dorsal tubercles on the lateral processes and the chelifores cannot be seen in dorsal view. The proboscis of the male from Kenya has its tube-shaped part slightly wider than specimens from Panama Pacific.


100 µm
11
12
13
14
15
200µm

Figs 11—15: *Tanystylum bredini* Child, 1970, Sri Lanka: 11) ♂, palp; 12) ♂, oviger; 13) ♀, oviger; 14) ♂, 3rd leg; 15) ♀, 3rd leg.


200 µm
19
100 µm
16
17
18
20
200µm

Figs 16—20: *Tanystylum tubirostrum* Stock, 1954, ♂: 16) dorsal view; 17) lateral view; 18) proboscis, ventral view; 19) oviger; 20) 3rd leg.

Callipallenidae

Callipallene Flynn, 1929

Callipallene dubiosa Hedgpeth, 1949

Material: 1 ♀ (ov.) (SMF 1618), Kenya; near Watamu, south of Malindi; dead corals covered with algae, 0—0.5 m, exposed locality, 24 July—7 August 1989.

The single female collected agrees well with the description given by Stock (1954 b: 42, Fig. 17). It seems to be a common shallow-water species in the Indo-West-Pacific and is newly recorded from Kenya. The distribution of *C. dubiosa* has been summarized by Kim & Hong (1986: 38).

Callipallene kenyensis n. sp. (Figs 21—26)

Holotype: ♀ (ov.) (SMF 1619), Kenya; near Watamu, south of Malindi; dead corals covered with algae, 0—0.5 m, exposed locality, 24 July—7 August 1989. Paratypes: 2 ♀ (1 ov.) (ZFMK); collected together with holotype.

Diagnosis: *C. kenyensis* n. sp. is characterized through its robust habitus with short neck, chelifore-fingers with 6—8 strong teeth, 4 distal oviger segments with row of 3—5 oval, denticulate leaflike spines, propodus without distinct heel and propodal sole with 3 strong spines in proximal third and 4 smaller spines in distal two thirds.

Description (♂): Small-sized species of compact habitus. Trunk oval in outline, no suture line between third and fourth segment. Lateral processes not longer than wide, distally separated by about half their own diameter or less, glabrous. Neck short, without parallel sides, expansion before chelifores wider than long. Ocular tubercles rounded, wider than long.

Eyes large, oval, well pigmented.

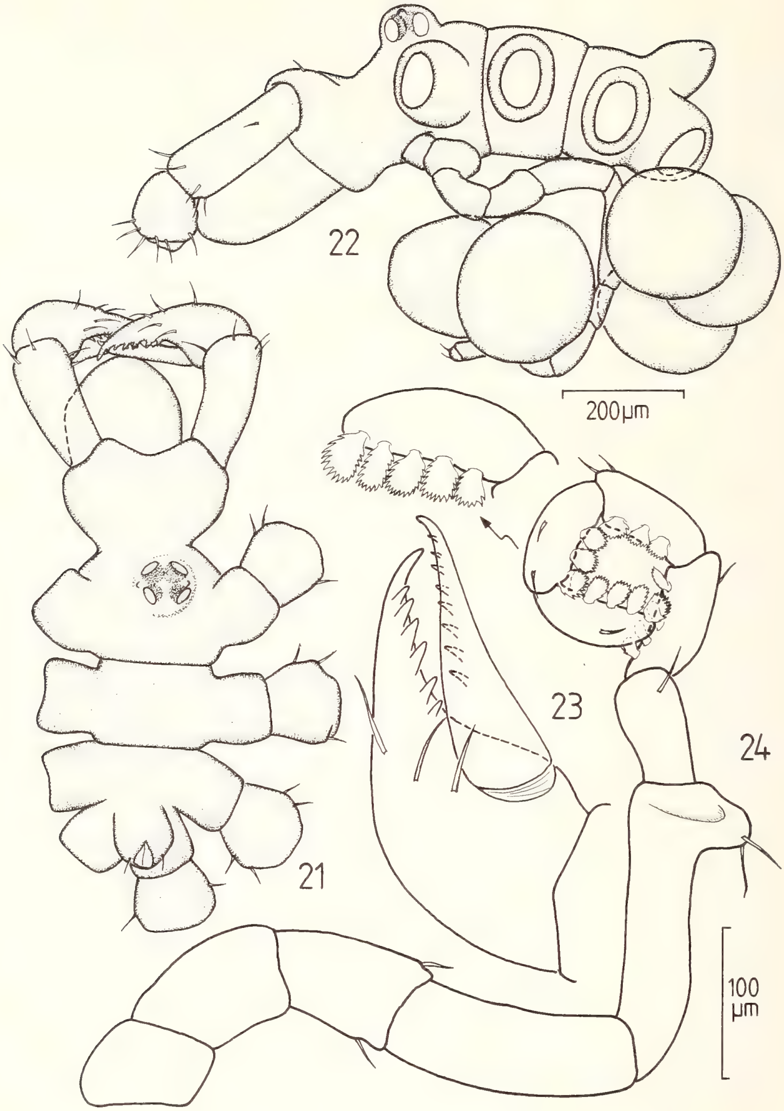
Proboscis broad-oval, almost parallel-sided in proximal half, of ⅓ trunk length.

Abdomen a short, distally rounded stump with 2 short distal setae; abdomen not reaching beyond fourth lateral processes.

Chelifore scape moderately robust, 2.7 times longer than wide, armed with some short setae mainly near distal margin. Chela fingers longer than palm; movable finger armed with 8, immovable finger with 6 strong teeth; additionally the immovable finger with three setae near its base.

Oviger relatively robust, 10-segmented; first segment shortest; second and third subequal in length; fifth segment longest, slightly longer than 4th, with rounded distal apophysis bearing 2 short setae; strigilis segments subequal in length with row of denticulate, leaflike spines in the formula 4 : 3 : 3 : 5. Eggs of very large size, 8 times larger than strigilis segments diameter.

Legs moderately short and robust, cement glands not evident; few short setae mainly on lateral and dorsal surface of femur, tibiae and propodus; coxae 1 and 3 subequal in length; coxa 2 about 1.6 times longer than first or second coxa; femur more robust than other segments, subequal in length to tibia 2, sligthly longer than tibia 1; tarsus very short, about ⅕ of propodus length, bearing 3 short ventral setae; propodus sligthly curved, without distinct heel; sole armed with 3 strong spines in proximal third and 4 smaller spines in two distal thirds; main claw robust, moderate-

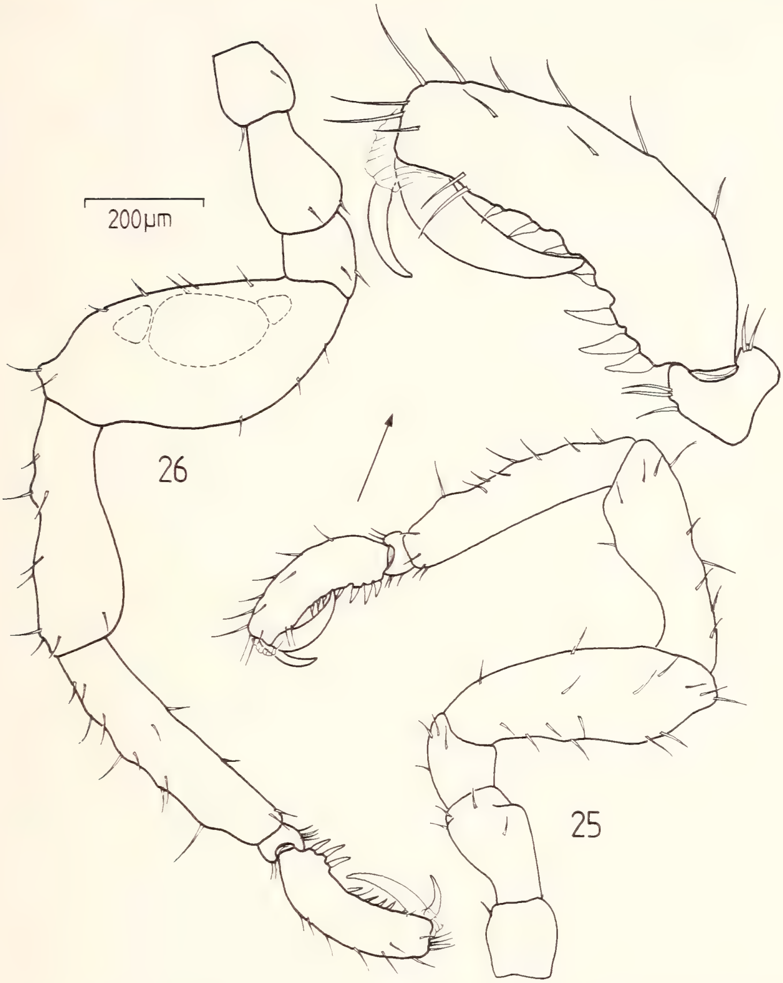


Figs 21—24: *Callipallene kenyensis* n. sp., ♂ holotype: 21) dorsal view; 22) lateral view; 23) chela; 24) oviger.

ly curved, of half propodus length; auxiliaries curved, about half length of main claw.

Measurements (mm):

Length of trunk (anterior margin of cephalic segment to posterior edge of 4th lateral processes)	0.74
Width of trunk (across first lateral processes)	0.41
Length of proboscis	0.24
Length of abdomen	0.11



Figs 25—26: *Callipallene kenyensis* n. sp.: 25) ♂ holotype, 3rd leg; 26) ov. ♀ paratype, 3rd leg.

Third leg:

Coxa 1	0.13
Coxa 2	0.20
Coxa 3	0.13
Femur	0.41
Tibia 1	0.38
Tibia 2	0.39
Tarsus	0.05
Propodus	0.27
Main claw	0.15
Auxiliaries	0.08

♀: similar in its general features to male, with femora somewhat broader for accomodation of eggs.

Etymology: The specific name derives from the country of the type locality, Kenya.

Distribution: Kenya.

Remarks: I hesitate to add another species to that difficult genus which is greatly in need of revision. The present species may be more closely related to *Callipallene dubiosa* Hedgpeth, 1949 from the Indo-West-Pacific. In *C. kenyensis* n. sp. the chelifore-fingers are armed with much stronger teeth and the propodal sole bears only 3 large and 4 smaller spines, no row of setae as in *C. dubiosa* (see Stock 154 b: 42, fig. 17).

Pigrogromitus Calman, 1927

Pigrogromitus timsanus Calman, 1927

Material: 9 adult specimens, 10 juv. (ZFMK), Sri Lanka; near Moragalla, south of Beruwala; reef-flat near outer reef-edge, from barnacles, intertidal, 7—16 May 1989.

A common, pantropical shallow-water species (Child 1988 a: 21). It is first recorded from Kenya.

Phoxichilidiidae

Anoplodactylus Wilson, 1878

Anoplodactylus anarthrus Loman, 1908

Material: 1 ♂ (SMF 1620), Kenya; near Watamu, south of Malindi; dead corals covered with algae, 0—0.5 m, exposed locality, 24 July—7 August 1989.

A. anarthrus is first reported from the Indian Ocean. It was known only from Timor and the Fiji Islands. A redescription of that species is given in Müller (in press, a).

Anoplodactylus glandulifer Stock, 1954

Material: Sri Lanka; near Moragalla, south of Beruwala. — 1 ♂ (ov.), 1 ♀, 1 juv. (SMF 1621); reef-flat, from algae and sediment in rockpools, 11 May 1989. 2 ♂ (1 ov.), 1 ♀, 2 juv. (ZFMK); reef-flat, seagrass, 7—16 May 1989.

A common shallow-water species in the tropical Indo-Pacific. It has already been found in Kenya (Stock 1968: 49).

Anoplodactylus krappi n. sp. (Figs 27—33)

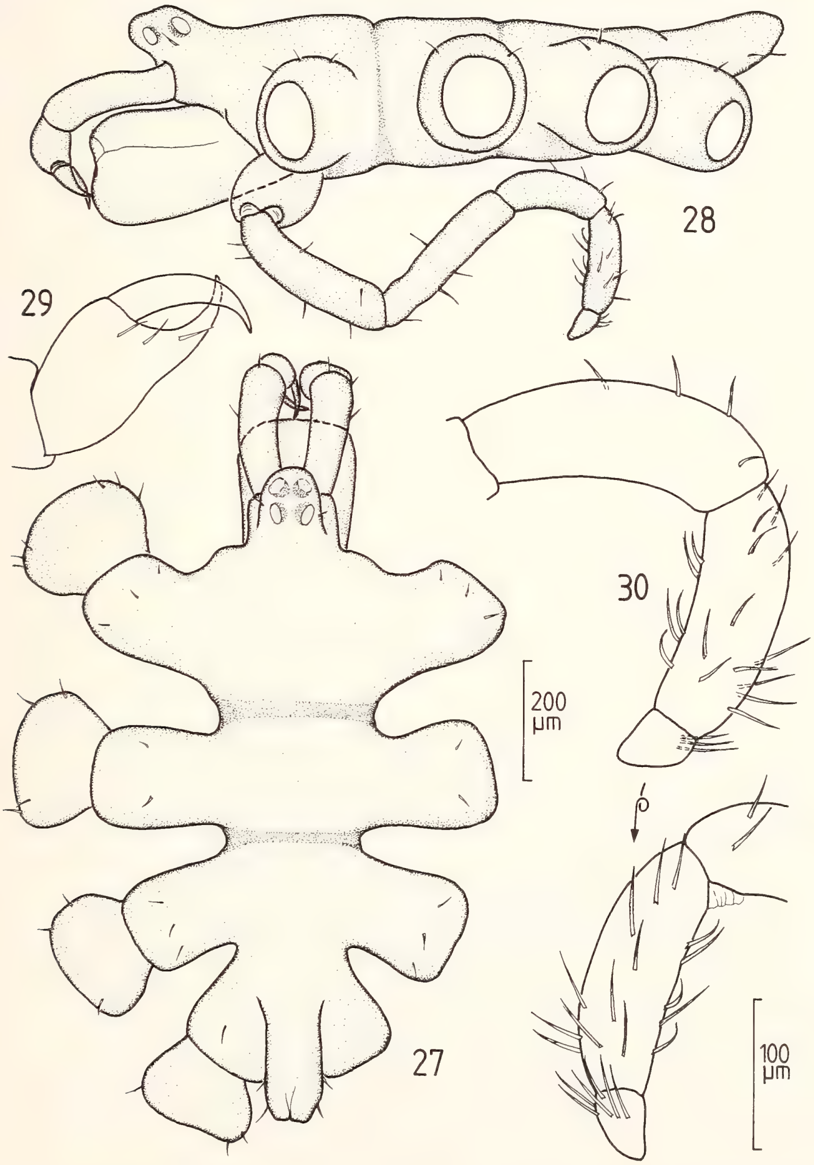
Holotype: ♂ (SMF 1622), Kenya; near Watamu, south of Malindi; dead corals covered with algae, 0—0.5 m, exposed locality, 24 July—7 August 1989.

Diagnosis: *Anoplodactylus* with body smooth, all trunk somites fused and lateral processes separated by almost half their diameters. Cement-gland an elongate, curved tube of about ⅐ length of femur. Propodal sole with single proximal spine on tubercle and very long lamina over almost entire length of sole. Auxiliary claws lacking.

Description (♂): Outline of trunk oval, robust and glabrous. Specimen moderately small with all trunk somites fused. Lateral processes sligthly broadened distally with few short, dorsodistal setae; lateral processes separated by almost half their diameters. Ocular tubercle wider than long, distally blunt, with short lateral seta near base; ocular tubercle projecting well forward over ocular segment and proboscis.

Eyes large, oval and well pigmented.

Proboscis cylindrical, robust and smooth, almost twice as long as wide.

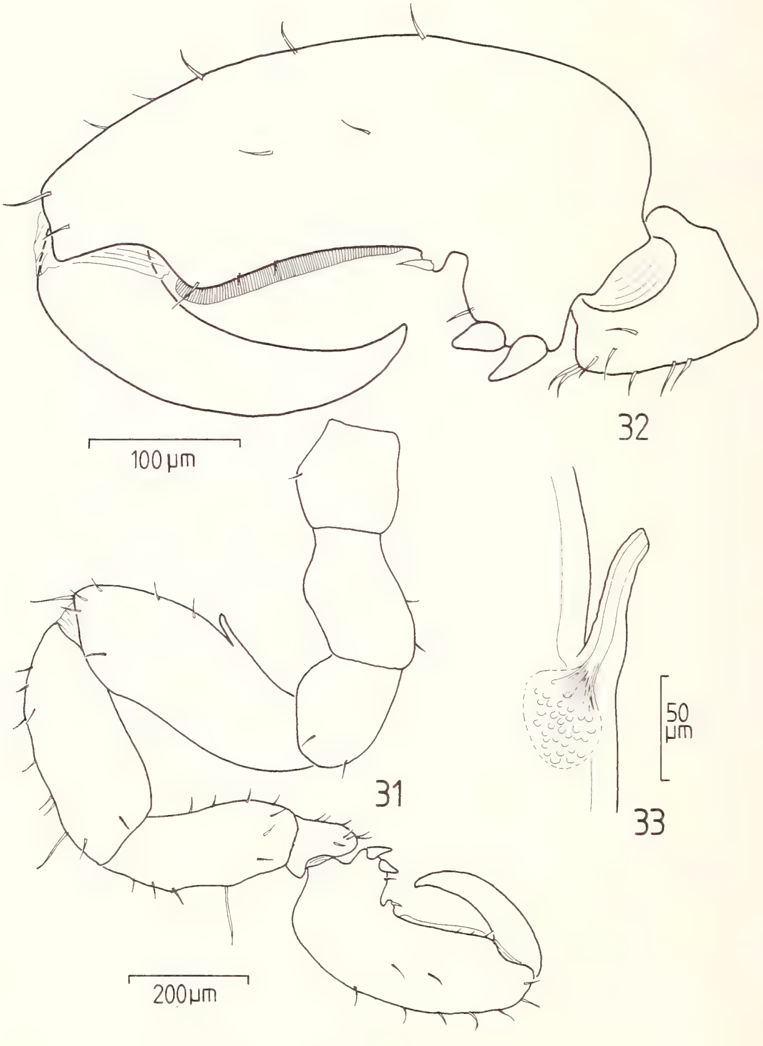


Figs 27—30: *Anoplodactylus krappi* n. sp., ♂ holotype: 27) dorsal view; 28) lateral view; 29) chela; 30) distal oviger segments, viewed from different angles.

Abdomen reaching beyond proximal half of first coxae of fourth lateral processes, tapering distally, with about 4 short setae.

Chelifores slender, scape relatively short, reaching beyond apex of proboscis. Chela slender, palm ovoid, somewhat longer than slender fingers; fingers well curved, without any teeth; immovable finger with three short setae in proximal half.

Oviger typical for genus, 6-segmented, relatively long; basal segment much broader than others, about half length of second; second and third segment subequal



Figs 31—33: *Anoplodactylus krappi* n. sp., ♂ holotype: 31) 3rd leg; 32) 3rd leg, tarsus and propodus; 33) cement gland.

in length, both armed with few short setae; fourth and fifth segment subequal in length, together about as long as third segment; 6th segment shortest, cone-shaped, about ⅓ length of 5th segment; 5th and 6th segment more strongly setose than others.

Legs fairly short and robust, armed with few short setae, mostly dorsal and ventral. Coxae 1 and 3 subequal in length, second coxae sligthly longer than first and third; femur the longest segment, 2.2 times longer than wide. Femoral cement gland tube near dorsal midpoint of segment, slender and curved, near apex dorsally directed; first tibia 1.2 times length of second tibia; tarsus very short, of about ⅓ propodus length, armed with 8 short, ventral setae; propodus robust, well curved, with strong heel bearing 2 short robust spines and short seta; sole with short, distally directed proximal spine on tubercle; propodal lamina extending for almost entire sole length; claw stout, well curved, without trace of auxiliaries.

Measurements (mm):

Length of trunk (anterior margin ocular tubercle to tip of abdomen)	1.08
Width of trunk (across first lateral processes)	0.70
Length of proboscis	0.34
Length of abdomen	0.20
Third leg:	
Coxa 1	0.17
Coxa 2	0.23
Coxa 3	0.18
Femur	0.41
Tibia 1	0.35
Tibia 2	0.28
Tarsus	0.11
Propodus	0.42
Claw	0.26

♀: Unknown.

Etymology: Dedicated to Dr. Franz Krapp, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, for his valuable contribution in pycnogonid taxonomy.

Distribution: Kenya.

Remarks: The new species may be more closely related to *Anoplodactylus calliopus* Staples, 1982 from Australia. In agreement with *A. krappi* n. sp. that species has a relatively robust trunk with lateral processes not touching, a robust and cylindrical proboscis, a slender (but longer) cement gland tube, a strong propodal heel, a long sole lamina and no trace of auxiliary claws. However, the longer ocular tubercle, strongly toothed chelifore fingers and the shape of the femoral cement gland separate *A. calliopus* easily from *A. krappi* (see Staples 1982: 459, fig. 3).

Anoplodactylus pycnosoma (Helfer, 1938)

Material: Kenya; near Watamu, south of Malindi. — 3 ♂ (2 ov.), 2 ♀, 5 juv. (ZFMK); dead corals covered with algae, 0—0.5 m, exposed locality, 24 July—7 August 1989. 2 ♂ (SMF 1623); dead corals covered with algae, 0—0.5 m, near reef slope, strongly exposed, 24 July—7 August 1989.

A very common species widely distributed in the Indo-West-Pacific. A redescription is given in Müller (in press, b), based on specimens from La Réunion. At the African coast it was known only from Tanzania (Stock 1975: 132).

Anoplodactylus tarsalis Stock, 1968

Material: Kenya; near Watamu, south of Malindi. — 1 ♂, 1 ♀ (ZFMK); dead corals covered with algae, 0—0.5 m, 24 July—7 August 1989. 1 ♂, 1 ♀ (SMF 1624); dead corals covered with algae, 0—0.5 m, near reef-slope, strongly exposed, 24 July—7 August 1989.

A. tarsalis was known only from the Philippines (Child 1988 a: 20, Stock 1968: 52) and is newly recorded from the Indian Ocean. Specimens from Kenya agree well in all features mentioned in the original description.

Acknowledgments

My thanks are due to Dr. C. A. Child, National Museum of Natural History, Washington, who loaned some specimens of *Tanystylum tubirostrum*.

Zusammenfassung

Es wird über 15 Arten von Flachwasser-Pantopoden berichtet, die der Verfasser in Kenia und Sri Lanka gesammelt hat. *Ammothella stauromata* Child, 1982, *Tanystylum tubirostrum* Stock, 1954, *Anoplodactylus anarthrus* Loman, 1908 und *Anoplodactylus tarsalis* Stock, 1968 werden erstmals für den Indischen Ozean nachgewiesen. 3 Arten, *Ammothea watamu* n. sp., *Callipallene kenyensis* n. sp. und *Anoplodactylus krappi* n. sp. erwiesen sich als neu für die Wissenschaft.

References

Child, C. A. (1970): Pycnogonida of the Smithsonian-Bredin Pacific Expedition, 1957. — Proc. biol. Soc. Wash. 83 (27): 287—308.

— (1979): Shallow-water Pycnogonida of the Isthmus of Panamá and the coasts of Middle-America. — Smiths. Contr. Zool. 293: 1—86.

— (1982 a): Pycnogonida of the Western Pacific Islands I. The Marshall Islands. — Proc. biol. Soc. Wash. 95 (2): 270—281.

— (1982 b): Pycnogonida from Carrie Bow Cay, Belize. — Smiths. Contr. mar. Sci. 12: 355—380.

— (1988 a): Pycnogonida of the Western Pacific Islands III: Recent Smithsonian-Philippine Expeditions. — Smiths. Contr. Zool. 468: 1—32.

— (1988 b): Pycnogonida from Aldabra Atoll. — Bull. biol. Soc. Wash. 8: 45—78.

Kim, I. H. & J. S. Hong (1968): Korean shallow-water Pycnogonids based on the collection of the Korea Ocean Research and Development Institute. — Korean J. Syst. Zool. 2 (2): 35—52.

Müller, H.-G. (1989): Shallow-water Pycnogonida from coral reefs at Moorea, Society Islands, with description of *Rhynchothorax tiahurensis* n. sp. — Bonn. zool. Beitr. 40 (2): 123—139.

— (in press, a): On some Indo-West-Pacific Pycnogonida from the Zoologisk Museum, Copenhagen. — Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden.

— (in press, b): Pycnogonida from coral reefs at Réunion Island, southern Indian Ocean. — Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden.

Nakamura, K. & C. A. Child (1988): Pycnogonida of the Western Pacific Islands V. A collection by the Kakuyo Maru from Samoa. — Proc. biol. Soc. Wash. 101 (4): 809—816.

Staples, D. A. (1982): Pycnogonida of the Calliope river & Auckland Creek, Queensland. — Mem. Qd. Mus. 20 (3): 455—471.

Stock, J. H. (1954 a): Four new *Tanystylum* species, and other Pycnogonida from the West Indies. — Stud. Fauna Curaçao & other Caribbean Isl. 5 (24): 115—129.

— (1954 b): Pycnogonida from the Indo-West-Pacific, Australian and New Zealand waters. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914—1916. — Vidensk. Medd. dansk. naturh. Foren. 116: 1—168.

— (1959): On some South African Pycnogonida of the University of Cape Town ecological survey. — Trans. roy. Soc. S. Africa 35 (5): 549—567.
— (1968): Pycnogonida collected by the Galathea and Anton Bruun in the Indian and Pacific Oceans. — Vidensk. Medd. dansk. naturh. Foren. 131: 7—65.
— (1973): Pycnogonida from south-eastern Australia. — Beaufortia 20 (266): 99—127.
— (1975): Infralittoral Pycnogonida from Tanzania. — Trav. Mus. Hist. Nat. "Grigore Antipa" XVI: 127—134.
— (1982): Researches on the coast of Somalia. Shallow-water Pycnogonida. — Monit. zool. ital. (N. S. Suppl.) 17 (7): 183—190.

Hans-Georg Müller, Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie der Justus-Liebig-Universität, Heinrich-Buff-Ring 29, D-6300 Gießen.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 1	S. 81—87	Bonn, März 1990

Considerations about *Ocnerodrilus occidentalis* (Oligochaeta: Ocnerodrilidae) in the Canary Islands[1]

José Antonio Talavera

Abstract. In this paper the results of a study of 350 Canarian specimens of *Ocnerodrilus occidentalis* are given. This species had been recorded for the islands of Tenerife and Gran Canaria, therefore its presence in La Gomera, Hierro, Fuerteventura and Lanzarote represents new records. The values of the edaphic factors analyzed indicate that the soils in which it lives are very humid, slightly alkaline and relatively poor in organic matter. The morphological characteristics which we have found corroborate the existence of some intervals of variability in the genital system, a fact which enables us to call into question the recordings of Canarian ocnerodrilids given by other authors. In addition, the paper discusses the circumstances which have favoured the introduction of *O. occidentalis* into the Canaries, as well as the geographical area of origin which, according to available evidence, could be the American continent.

Key words. Earthworms fauna, Ocnerodrilidae, Canary Islands.

Introduction

In order to gather as much information as possible on the Canarian ocnerodrilids, the author has carried out different samplings which resulted in the capture of abundant specimens of the species *Ocnerodrilus occidentalis* Eisen, 1878. It is a species first recorded for the Canaries by Cognetti (1906) who refers to it by the already synonymous name of *Ocnerodrilus calwoodi* (Michaelsen, 1900), although he includes only scant descriptive information.

For this reason our study is focused on obtaining data concerning the morphology and insular distribution of *O. occidentalis*. We include an analytical treatment of the soil samples and comments regarding the habitats where the species lives; the most unusual habitat are the plant communities of "Cardonal-Tabaibal" (*Euphorbia canariensis — Euphorbia obtusifolia*).

Material and Methods

The study material comprising 350 specimens collected in large parts of the thermo-canarian zone, mainly situated between the heights of 10—600 m, also occasionally up to 1400 m (south side of the Canaries). The specimens were collected between 1977—1989 from different biotopes and at different times of the year. The extraction was made by the formalin method and by hand sorting.

In addition, a random sampling of soil was carried out in order to measure humidity (HUM), pH in water (PHH), carbon (C), organic matter (MO), nitrogen (N) and relation C/N, in accordance with the techniques indicated by Talavera (1987).

A list of sites (Tab. 1) classified according to islands and together with these information regarding Universal Transverse Mercator (UTM) of 1 x 1 km, altitude (ALT), type of vegetation, number of specimens (EXX) and date are included.

---

[1] This paper was presented at the 9th Biennial of the Spanish Royal Society of Natural History, Spain, September 1989.

Table 1: Collecting sites (* communities of *Euphorbia canariensis* — *Euphorbia obtusifolia*).

Sites	UTM	Alt (m)	Vegetation	Date	Exx
TENERIFE:					
1. Santa Cruz de Tenerife	CS7547	140	ornamental plants	3-1-1977	4
2. Barranco Fregenal	CS6026	360	deforested	6-6-1977	1
3. Valleseco	CS7951	20	grapevine	8-4-1978	9
4. Barranco Balayo	CS8655	20	avocado trees	8-4-1978	2
5. Los Silos	CS2238	100	lemon trees	4-1-1983	4
6. Jardín Botánico	CS4943	100	ornamental plants	4-7-1983	6
7. Barranco tabares	CS7352	400	herbaceus plants	6-11-1983	1
8. San Miguel	CS4009	620	ornamental plants	4-2-1985	1
9. El Peladero	CS7158	440	heath forest	20-4-1985	1
10. Güimar	CS6132	300	banana groves	8-6-1985	9
11. Fañabé	CS3009	180	banana groves	20-7-1985	8
12. Barranco del Bufadero	CS8052	40	cardonal-tabaibal*	19-9-1985	5
13. María Jimenez	CS7953	140	deforested	19-9-1985	7
14. Finca las Mesas	CS7452	540	herbaceus plants	20-9-1985	9
15. Garachico	CS2639	100	banana groves	17-8-1986	15
16. Barranco Dos Hermanos	CS7260	40	cardonal-tabaibal*	22-2-1988	2
17. Adeje	CS3011	280	banana groves	27-2-1988	2
18. San Andrés	CS8153	5	deforested	5-6-1988	10
19. Las Galletas	CS3700	30	banana groves	12-7-1988	8
20. Buenavista del Norte	CS1738	100	banana groves	15-7-1988	10
21. Bajamar	CS6859	10	banana groves	7-8-1988	9
22. Punta del Hidalgo	CS7160	100	herbaceus plants	7-8-1988	4
23. Barranco de Santos	CS7748	20	avocado trees	14-2-1989	6
GOMERA:					
24. Hermigua	BS8417	240	banana groves	15-8-1980	11
25. Cañadas Casas Blancas	BS8610	750	herbaceus plants	15-7-1985	2
26. Barranco La Guancha	BS8609	800	herbaceus plants	15-7-1985	11
27. Tanques de Sardina	BS8404	350	deforested	16-7-1985	4
28. Playa de Santiago	BS8403	160	banana groves	16-7-1985	11
29. Alajeró	BS7906	780	deforested	16-7-1985	2
30. Agulo	BS8419	200	banana groves	17-7-1985	5
31. El Rincón	BS8613	800	herbaceus plants	18-7-1985	1
32. San Sebastián de La Gomera	BS9208	20	avocado trees	18-7-1985	4
33. Embalse de Chejelipes	BS8711	240	herbaceus plants	18-7-1985	1
HIERRO:					
34. Hoya de Fileba	BR0471	1300	pine forest	24-6-1983	1
35. Los Mocanes	BR0374	120	banana groves	25-6-1983	19
GRAN CANARIA:					
36. El Toscón de la Vizcaina	DS5103	600	herbaceus plants	21-3-1978	3
37. San Bartolomé de Tirajana	DR4388	1100	herbaceus plants	8-6-1978	4
38. El Carrizal	DR5987	200	herbaceus plants	25-7-1978	14
39. Los Llanos	DR5996	120	banana groves	19-8-1978	12
40. Lomo del Galeón	DR3471	100	banana groves	14-8-1981	2
41. El Tablero	DR3972	100	tomatoes	16-8-1982	2
42. Embalse de Ayagaures	DR4080	400	deforested	18-8-1982	17
43. Presa de Chamoriscan	DR3877	300	avocado trees	18-8-1982	11
44. Presa de Chira	DR3787	910	deforested	9-8-1983	3
45. Morros de las Vacas	DR4287	1400	herbaceus plants	11-8-1983	3
46. Sardina del Sur	DR5281	200	herbaceus plants	16-8-1983	3
47. Puerto de Mogán	DR2577	40	avocado trees	17-8-1983	15
48. Tasarte	DR2589	500	canebrake	14-8-1985	2
49. Barranco de Azuaje	DS4308	500	canebrake	14-8-1985	1
50. Las Palmas de Gran Canaria	DS5711	10	ornamental plants	11-10-1987	10
FUERTEVENTURA:					
51. Gran Tarajal	ES9520	40	tomatoes	13-12-1984	2
52. Casas de Jorós	ES5904	60	alfalfa	16-12-1984	14
53. Casas las Pilas	ES5506	100	herbaceus plants	16-12-1984	12
LANZAROTE:					
54. Barranco del Estanque	FT4820	100	alfalfa	9-1-1981	9
55. Puerto del Carmen	FT2900	20	tomatoes	10-1-1981	3
56. Punta Mujeres	FT5024	30	ornamental plants	19-12-1984	3

Results and Discussion

Remarks

The most abundant material was collected in summer and decreased during the rest of the year (Tab. 1); July and August were the best months for finding sexually mature specimens, as was December although to a lesser extent. This is interesting since it could indicate that *Ocnerodrilus occidentalis* developes its external sexual features preferably when warm weather conditions prevail in the Canary Islands.

The specimens collected are not only small in size (18—35 mm, rarely more), but also present significant morphological analogy, except for the genital system. Thus, in the case of the clitellum, fifty-two of them have it beween segments 14—18 (Fig.

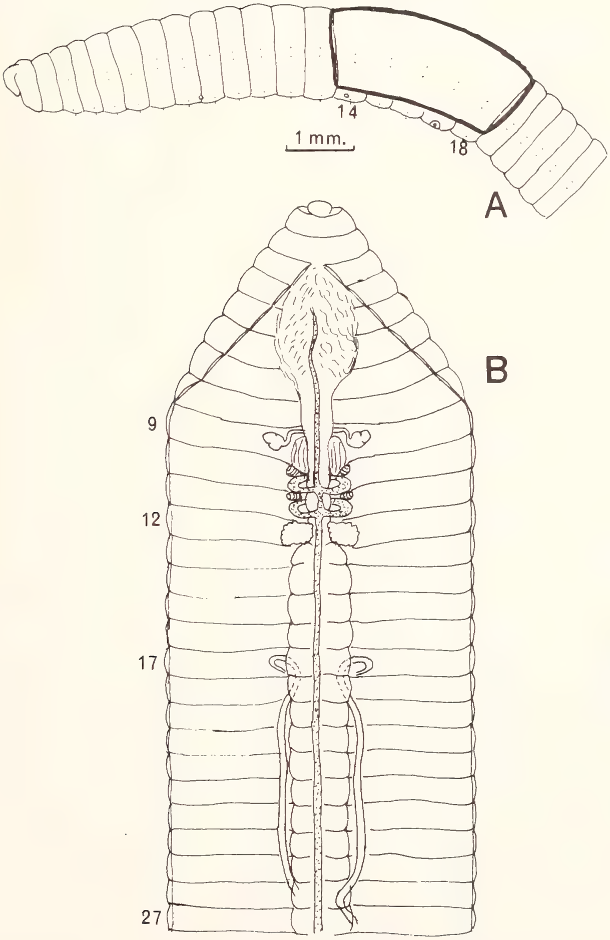


Fig. 1: External and internal morphology of *Ocnerodrilus occidentalis*. A = Lateral view; B = General dissection of the anterior region.

1A), thirty-three between 14—19, twenty-eight between 13—18, twenty-two between 13—19, forteen between 15—19, and only in seven specimens it is located between segments ½ 13—½ 19. Due note has been taken of this clear population variability and consequently the Canarian material attributed to *Ocnerodrilus calwoodi* by Talavera & Bacallado (1983). On the basis of the position of the clitellum, it is assigned here to *O. occidentalis* since there is no significant difference.

Most of the internal morphology of *O. occidentalis* was described by Díaz Cosín et al. (1980) and Gates (1942, 1973). Nevertheless, we have found Canarian specimens (Fig. 1B) with a pair of prostates taking up as many as 11 segments (from 17 to 27), as well as a pair of spermathecae adiverticulatae but with a long sinous peduncle. Together with the absence of seminal vesicles in some of the specimens (while in others these are to be found in segment 12), this is logical if we consider that this species shows a certain range of variability in the genital system.

With regard to the presence or absence of diverticula in the calciferous glands Gates (1982) mentions how important they are when it comes to distinguishing between *O. occidentalis* and *Ocnerodrilus simplex* Cognetti, 1904 (which shows diverticula). Precisely this latter species was recorded for Tenerife by Cognetti (1906), who unfortunately failed to include any reference to its morphology, thereby not clarifying the true identity of the material collected by Dr. Festa in 1895, which could well belong to *O. occidentalis*. In this respect, it is interesting to add that despite the numerous samplings taken by the author throughout the alleged collection site and adjacent zones, only specimens classifiable as *O. occidentalis* appeared.

Table 2: Analytical data from soil samples and minimum (Min), maximum (Max), mean ($\bar{x}$) and standard deviation ($\bar{u}$) values of the edaphic factors.

Samples	Sites	HUM	PHH	%C	MO	%N	C/N
1	(5)	—	8.40	2.10	3.60	0.17	12.35
2	(6)	23.10	7.30	2.31	3.98	0.32	7.22
3	(6)	23.82	7.00	1.30	2.24	0.30	4.33
4	(8)	27.15	7.80	1.80	3.10	0.15	12.00
5	(18)	22.49	7.66	3.06	5.26	0.22	13.90
6	(20)	39.15	6.60	3.83	6.61	0.26	14.73
7	(22)	27.28	8.10	1.72	2.97	0.13	13.23
8	(24)	10.62	5.70	1.68	2.90	0.10	16.80
9	(28)	23.15	5.70	7.70	12.60	0.62	11.77
10	(29)	21.00	6.40	6.30	10.80	0.58	10.86
11	(35)	18.30	7.61	4.00	6.88	0.24	16.66
12	(37)	20.98	8.42	3.65	6.28	0.19	19.21
13	(38)	21.53	8.00	0.10	0.20	0.01	10.00
14	(41)	26.81	7.90	2.20	3.70	0.20	11.00
15	(43)	59.62	7.70	6.06	10.45	0.51	11.88
16	(46)	24.10	9.00	1.50	2.60	0.17	8.82
	Min	10.62	5.70	0.10	0.20	0.01	4.33
	Max	59.62	9.00	7.70	12.60	0.58	19.21
	$\bar{x}$	25.94	7.46	3.08	5.26	0.26	12.17
	$\bar{u}$	11.05	0.95	2.07	3.47	0.17	3.71

Ecology

On the basis of the data included in table 2, we may deduce that the species *occidentalis* lives in very humid soils, slightly alkaline, poor in organic matter, and moderately oxygenated (ratio C/N = 12.17). The soils were found in sunny but permanently humid zones, concentrated in specific spots as near dams, water canals and drip irrigation pipes. Humidity is striking, both because of the high values registered and because of its usefulness in detecting the preference of this species for soils with abundance of water throughout the year. As for water pH, although our values are similar to those noted by Díaz Cosín et al. (op. cit.) and Gates (op. cit.), they differ slightly from those obtained by Fragoso & Lavelle (1987), who found *O. occidentalis* in acidic soils in Chajul (México). On the other hand, the maximum values of organic matter in our soils are comparatively higher; this could be explained by the fact that the accumulation of vegetable remains (rotten leaves and branches) produced an enrichment of the surface of many of these soils.

With regard to ecological categories, the presence of vegetable remains in the content of the intestines of the specimens found under leaf litter in contrast to those specimens without such remains (they live between 1 and 3 cm beneath the surface) corroborates the fact that *O. occidentalis* is an epigeic species which shares in addition some characteristics of endogeic species.

Distribution

This species is unevenly distributed throughout the thermo-canarian zone (Fig. 2). The easy adaptation to different prevailing conditions explains its presence in nearly all the Canary Islands (except for La Palma), despite the marked climatological contrasts between them.

It is best represented on the southeast slopes of Tenerife and La Gomera, where it colonized gardens, tropical crops, plant communities of "Cardonal-Tabaibal" (*Euphorbia canariensis — Euphorbia obtusifolia*), and pastures situated in the low parts of ravines. On the contrary, there are fewer populations of *O. occidentalis* in Fuerteventura and Lanzarote; they are usually distributed throughout specific zones of the southern slope: the watercourses of ravines with plots where alfalfa and tomatoes are grown.

In the island of El Hierro the species has appeared only under the fallen pine needles of a residual forest of conifers (*Pinus radiata*); this unusual finding contrasts with that obtained in the coast zone of Los Mocanes, where banana groves and tropical pineapple are predominant. In Gran Canaria, far from being unusual, *O. occidentalis* extend along the north and northwest slopes (Barranco de Azuaje and Dorsal de Andújar), always below 600 m and coinciding approximately with the lower reaches of the fog zone. Its presence in the east slope is concentrated in the areas surrounding major coastal towns, whereas in the south it is not only widespread throughout the districts of Santa Lucia, San Bartolomé and Mogán but has also managed a wedge-like penetration in the valleys of Tirajana, Ayagaures and Chira, attaining heights of up to 1400 m. This fact could be taken as an indication of a process of colonization of new biotopes, favoured to a certain extent by the migrations of birds and human activities.

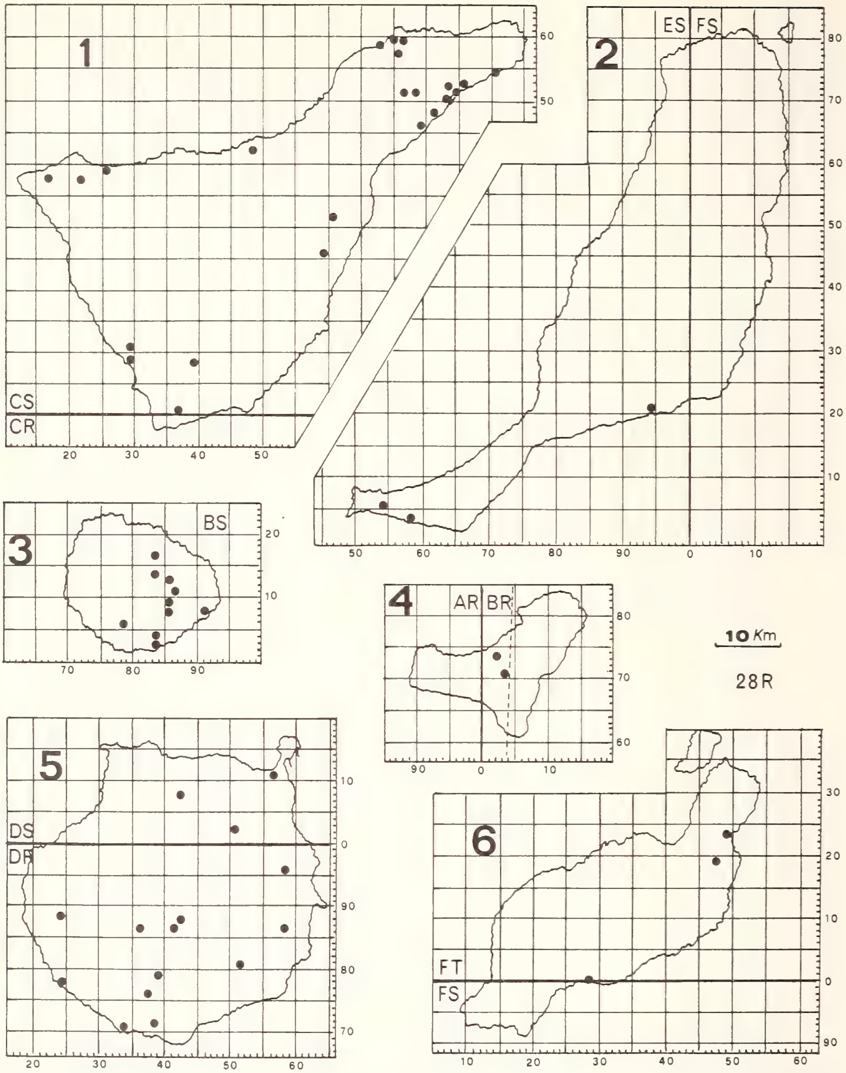


Fig. 2: Distribution of *Ocnerodrilus occidentalis* in the Canary Islands. Tenerife (1); Gomera (3); Hierro (4); Gran Canaria (5); Fuerteventura (2); Lanzarote (6).

The notable presence of ocnerodrilids in the metropolitan areas — Santa Cruz de Tenerife, Las Palmas de Gran Canaria and San Sebastián de La Gomera — which centuries ago were most important in terms of port activity and trade with the American continent, suggests that such areas were among the ideal centers in which the initial populations of *O. occidentalis* successfully established themselves hundreds of years ago. The process of spreading towards new habitats occurred by means of passive or unintended transportation, presumably associated with the extensive net of water canals and the vertical migrations of Canarian sedentary birds. These migrations are short and they mark differences of altitude and by consequence of habitats; the sudden occurrence of the species in zones periodically visited by birds is extremely significant.

Zusammenfassung

Dieser Beitrag berichtet über die Ergebnisse einer Untersuchung an 350 kanarischen Exemplaren von *Ocnerodrilus occidentalis*. Die genannte Art war zuvor auf den Inseln Teneriffa und Gran Canaria erwähnt worden, während ihr Vorkommen auf La Gomera, Hierro, Fuerteventura und Lanzarote neu zu registrieren ist. Edaphische Untersuchungen haben ergeben, daß die Art in sehr feuchten, leicht alkalischen Böden vorkommt, die relativ arm an organischer Substanz sind. Die beobachteten morphologischen Kennzeichen bestätigen das Vorkommen einer gewissen Variabilitätsspanne des Genitalapparats, was die von anderen Autoren gemachten Beschreibungen von kanarischen Ocnerodriliden in Frage stellt. Weiterhin werden die Umstände diskutiert, die eine Einbürgerung von *O. occidentalis* auf den Kanarischen Inseln begünstigt haben könnten, sowie deren geographischer Herkunftsbereich, der aller Wahrscheinlichkeit nach der amerikanische Kontinent zu sein scheint.

References

Cognetti de Martiis, L. (1906): Contributo alla conoscenza della drilofauna delle isole Canarie. — Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Univ. Torino 21 (521): 1—4.

Díaz Cosín, D. J., J. B. Jesús & A. G. Moreno (1980): Contribución al conocimiento de los megascolécidos españoles. III. *Ocnerodrilus occidentalis* Eisen, 1874. — Boln R. Soc. esp. Hist. nat. (Biol.) 78: 377—383.

Eisen, G. (1878): On the anatomy of *Ocnerodrilus*. — Nova Acta r. Soc. Sci. Upsal. 10 (3): 1—12.

Fragoso, C. & P. Lavelle (1987): The earthworm community of a Mexican tropical rain forest (Chajul, Chiapas). — In: Selected Symposia Monographs U.Z.I., 2 Mucchi Modena: 281—295.

Gates, G. E. (1942): Notes on various peregrine earthworms. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard 89 (3): 64—144.

— (1973): Contributions to a revision of the earthworm family Ocnerodrilidae. IX. What is *Ocnerodrilus occidentalis*. — Bull. Tall. Timbers Res. Sta. 14: 13—28.

— (1982): Farewell to North American Megadriles. — Megadrilogica 4 (1—2): 12—77.

Talavera, J. A. (1987): Lombrices de tierra presentes en la laurisilva de Tenerife (Islas Canarias). — Misc. Zool. 11: 93—104.

— & J. J. Bacallado (1983): Nuevas aportaciones y correcciones al catálogo de los oligoquetos terrícolas de las Islas Canarias (Familias: Ocnerodrilidae, Acanthodrilidae, Octochaetidae, Megascolecidae y Lumbricidae). — Vieraea 12 (1—2): 3—16.

José Antonio Talavera, Dpto. de Biología Animal (Zoología), Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, 38206 La Laguna, Tenerife, Islas Canarias, Spain.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 1	S. 89—93	Bonn, März 1990

Buchbesprechungen

Mehlhorn, H., Hrsg. (1989): *Grundriß der Zoologie.* 759 S., 407 Abb., 12 Tab., unter Mitarbeit zahlr. Fachleute. UTB 1521, G. Fischer, Stuttgart.

In der Reihe der Uni-Taschenbücher ist der „Grundriß der Zoologie" wohl eines der umfangreichsten. Die ständig wachsende Informationsmenge bedingt es, daß auch eine Einführung in die Zoologie mit Berücksichtigung einzelner Teildisziplinen inzwischen auf mehr als 700 Seiten dargestellt werden muß. Die Gliederung des Buches ergibt sich aus dem Aufbau der Lebewesen von der Zelle zum komplexen Organismus mit einer abschließenden Einführung in die Ökologie. Es folgt nach dem einleitenden Kapitel „Zytologie" eine recht umfangreiche Vorstellung der einzelnen Stämme. Das ist für das Verständnis des nachfolgenden Textes durchaus von Nutzen, denn in den Kapiteln „Entwicklungsprozesse, Stoffwechsel, Nerven- und Sinnesorgane, Hormon- und Blutsysteme" wird immer wieder mit Bezug auf die einzelnen Stämme differenziert der Sachverhalt dargestellt. Natürlich kann der „Grundriß" nicht vollständig sein, und so muß man über das Fehlen wichtiger Teildisziplinen wie z. B. Ethologie wohl hinweggehen. Überdies ist die Information bereits in dem jetzigen Rahmen so dicht gepackt, daß für eine Ausweitung der Themen sicherlich keine Möglichkeit besteht. Leider wird das auch im Schriftbild spürbar und deutlich, denn auch normalsichtige Menschen brauchen gutes Licht, um die Textpassagen des Hauptteils, vor allem die petit gesetzten Texte mit z. T. wichtigen, spezielleren Informationen und die Bildunterschriften, zu lesen. Auch sind einige Zeichnungen so klein geraten, daß man nur mit Mühe alle Details wahrnimmt. Die Mehrzahl ist hingegen aussagekräftig, ebenso wie die fotografischen Abbildungen. Das Buch erfüllt sicher die Erwartungen, die ein Student in den ersten Semestern an einen „Grudriß" stellt, aber es ist zu bezweifeln, ob es von seiner Sprache her und mit seiner komprimierten Darstellungsweise auch viele „Leser anderer Naturwissenschaften" zum „Einstieg in die zoologischen Fachgebiete" (Zitate Umschlagseite) lockt.

Kl.-R. Hasenkamp

McFarland, D. (1989): *Biologie des Verhaltens: Evolution, Physiologie, Psychologie.* xiv, 531 S., 357 Abb., 12 Tab. VCH Verlag, Weinheim. Herausgegeben u. übersetzt von W. Dreßen, V. Laske, B. Nixdorf, A. Stahnke, K. Volger.

Diese Neuerscheinung auf dem deutschen Buchmarkt (überarbeitete und erweiterte Übersetzung der englischen Originalausgabe „Animal Behaviour" von 1985) reiht sich in die große Anzahl vorhandener Lehrbücher der Ethologie in deutscher oder englischer Sprache ein. Angesichts des relativ hohen Preises bei allerdings erheblichem Umfang, reichhaltiger Illustrierung und ungewöhnlich großem Format ist zu fragen, ob es Gründe gibt, sich bei einem geplanten Kauf eines Lehrbuchs der Ethologie gerade für dieses zu entscheiden.

In seinem Buch versucht McFarland eine Vorstellung von der Ethologie in ihrer ganzen Breite zu entwickeln; dies spiegelt sich in der Großgliederung in die Kapitel „Die Evolution des Verhaltens", „Mechanismen des Verhaltens" und „Komplexes Verhalten" wider. Die Darstellung der Sachverhalte und Modellvorstellungen ist durchweg ausgewogen und hinreichend ausführlich; Biologen werden allerdings auf die recht detaillierte Besprechung der Mendelschen Gesetze an dieser Stelle verzichten können. Historische Veränderungen des Wissensstandes der Ethologie sowie einzelner ihrer Modellvorstellungen werden eingehend erläutert und in gut verständlicher Form bis hin zum heutigen Stand dieser Wissenschaft dargestellt. Der Autor macht auch deutlich, wo es kontroverse Deutungen gibt bzw. mehrere Deutungsmöglichkeiten denkbar sind oder wo eindeutig noch Wissenslücken bestehen. Diese umfassende und sorgfältig ausgewogene Art der Darstellung ist wirklich erfreulich.

Eine persönliche Note hat das Buch in kleinen Einleitungskapiteln, in denen die Begründer bestimmter Forschungsrichtungen der Ethologie vorgestellt werden.

Konzeptionell und in der Gesamtdarstellung gibt es an diesem Lehrbuch in der Sache kaum etwas auszusetzen. Obgleich die Originalausgabe mir nicht vorlag, ist anzunehmen, daß die Mehrzahl der anschließend aufgeführten Kritikpunkte ausschließlich oder überwiegend die Übersetzung betreffen.

Sprachlich und stilistisch gibt es Mängel. So orten Tiere nicht einen Laut, sondern die Quelle, die diesen Laut sendet (S. 207), und ein „mimisches" Farbmuster ist sicher ein „mimetisches" (S. 38). Eine Formulierung wie „Daher sollte man auch nicht allzu sehr überrascht sein, daß die Vielfältigkeit im Tierreich nicht so sehr in der Abstammung der Tiere begründet ist, sondern vielmehr in den ökologischen Bedingungen, mit denen sie konfrontiert sind." (S. 202) ist schlichtweg unglücklich. Weitere derartige Beispiele ließen sich anführen.

Stellenweise haben sich sachliche Fehler eingeschlichen. Kantschile gibt es nicht in Afrika (S. 63), und die Frequenz einer Schwingung ist umgekehrt proportional ihrer Periode T und nicht ihrer Phase (S. 179). Unglücklich ist die durchgehend gewählte Schreibweise „die Taube (*Streptopelia risoria*)" oder „die Heuschrecke (*Schistocerca gregaria*)". Bei der erstgenannten Art handelt es sich um die Lachtaube und bei der zweiten um die Wüstenheuschrecke. Im Gegensatz zum übrigen Text weisen wissenschaftliche Namen in diesem Buch häufig Druckfehler auf, teilweise bei mehrfacher Erwähnung auch in verschiedenen falschen Versionen, so S. 6 u. S. 528 des Gattungsnamens *Phascolomis*. Ärgerlich wird es dort, wo wissenschaftliche Namen verwendet werden, deren „Entstehen" nur redaktionelle Nachlässigkeit sein kann: Echoortung ist bei Spitzmäusen der Gattungen *Blarina* und *Sorex* und nicht bei *Blarina sorex* nachgewiesen (S. 207)! Bei den beiden Froschlurchen *Rana catesbeiana* und *R. pipiens* handelt es sich um den „Amerikanischen Ochsenfrosch" und den „Leopardfrosch" und nicht bei beiden — wie im Text und Register durchgehend verwendet — um den „Ochsenfrosch". Mangelnde Sorgfalt führte auch zu wiederholten Verwechslungen von Tierarten, so auf S. 198 selbst in der Abbildungsbeschriftung: die Silbermöwe (*Larus argentatus*) heißt englisch zwar „herring gull", die in deutscher Sprache als „Heringsmöwe" bezeichnete Art ist aber *Larus fuscus*. Man hätte spätestens darauf aufmerksam werden müssen, als man im Register Herings- und Silbermöwe mit demselben wissenschaftlichen Namen belegte!

Sollten sich hierin schon erste Auswirkungen der sich ausbreitenden Auffassung zeigen, daß Formenkenntnis bei Zoologen nicht mehr zeitgemäß und weitgehend unnötig ist und sie damit im Rahmen der studentischen Ausbildung einen entsprechend geringen Stellenwert einnimmt? Trotz der allgemein positiven Beurteilung dieser Neuerscheinung sollten solch ärgerliche Fehler (hier wurde nur eine Auswahl vorgestellt) in der nächsten Auflage dringend korrigiert werden! Dies gilt auch für die teilweise falschen und vermischten Lebensdaten von Konrad Lorenz und Niko Tinbergen auf S. xix!

Abschließend ist festzustellen, daß McFarland's Lehrbuch der Ethologie wirklich empfehlenswert ist, die vielen überwiegend redaktionellen Fehler aber eine möglichst schnelle Neubearbeitung wünschenwert machen, da sie den Gesamteindruck doch erheblich stören.

G. Peters

Herre, W. & M. Röhrs (1990): *Haustiere — zoologisch gesehen.* — 2., völlig neubearbeitete und erweiterte Auflage. 412 S., 113 Abb., 16 Tab. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.

Die Haustierkunde hat sich in wenigen Jahrzehnten zu einem wichtigen Forschungszweig entwickelt, was wesentlich ein Verdienst des Kieler Instituts für Haustierkunde ist, dessen prominente Vertreter Wolf Herre und Manfred Röhrs jetzt eine völlig neue Fassung ihres 1973 erstmals erschienenen Buches vorlegen. Sie erfüllt alle Anforderungen, die an ein gutes Lehrbuch gestellt werden können, eine klare, verständliche Sprache, sachliche Korrektheit und weitgehende Vollständigkeit, informative Illustration, umfassendes Register und Quellenverzeichnis. Angenehm für den Benutzer ist, daß strittige Fragen in der Regel nicht übergangen, sondern offengelegt, und neueste und „sensationelle" Publikationen mit der gebührenden Zurückhaltung kommentiert und in einen größeren Rahmen gestellt werden. Auch zu aktuellen Themen wie z. B. der von einigen Forschern vertretenen These der „Selbstdomestikation des Menschen" wird Stellung genommen. Die solide Durcharbeitung des Textes läßt erkennen, daß beide Autoren ein Lebenswerk eingebracht haben. Natürlich gibt es auch Mängel. Das Literaturverzeichnis enthält zuviel unvollständige Zitate, leider meist gerade die älteren und schwer zugänglichen. Schade ist auch, daß die Arbeiten von Helmut Hemmer zum gleichen Thema mit keinem Wort erwähnt werden, obwohl sie in diesem Rahmen durchaus einen Platz beanspruchen können. Mir hätte das Werk dann noch besser gefallen.

R. Hutterer

Tupinier, D. (1989): *La Chauve-souris et l'Homme.* — 218 S. mit zahlr. Abb. Editions L'Harmattan, Paris.

Fledermäuse haben in unserer Kultur einen festen Platz, dessen Spuren sich bis in die Pharaonenzeit zurückverfolgen lassen. Bildende Kunst und Literatur, Mystik, Symbolik und Werbung haben sich ihrer bedient und tun es noch heute. Konstrukteure von Flugmschinen nahmen sie als Vorbilder, und ihre erstaunlichen Fähigkeiten in der Echolokalisation interessier(t)en Physiologen und Techniker. Belege für all diese Bereiche hat Denise Tupinier mit bewundernswerter Akribie gesammelt und in ihrem Buch mit einem interessanten und informativen Text versehen. Daraus geht klar hervor, daß die Beziehung des Menschen zu den Fledertieren ambivalenter Natur ist; sie hat ihre Dezimierung nicht verhindert, ja in manchen Fällen eher gefördert. Die Autorin wirbt um Sympathie für diese überwiegend nützlichen Geschöpfe, und sie zeigt, daß es auch Beispiele für eine friedliche Nutzung von Fledermäusen (z. B. als Guanoproduzenten) gibt. Das Buch enthält eine Fülle von Details, die sowohl den Kulturhistoriker als auch den Biologen interessieren könnten. Für leidenschaftliche Fledermausfreunde, deren Zahl offensichtlich zunimmt, lohnt sich die Anschaffung in jedem Fall.

R. Hutterer

Madge, S. & H. Burn, (1989): *Wassergeflügel: Ein Bestimmungsbuch der Schwäne, Gänse und Enten der Welt.* — 297 S., 47 Farbtafeln mit 710 farbigen Vogeldarstellungen und 153 Verbreitungskarten. Übersetzung ins Deutsche von H. Hoerschelmann. Paul Parey, Hamburg & Berlin.

Der vorliegende Band ist nicht das erste Bestimmungsbuch für Wassergeflügel, aber das erste, das die Ausführlichkeit eines Handbuches mit dem Format eines Feldführers vereint.

In der ersten Hälfte des Buches werden auf 47 Farbtafeln die einzelnen Arten in systematischer Reihenfolge vorgestellt und beschrieben, auf Ähnlichkeiten mit anderen Arten verwiesen, ♂, ♀, Jugendkleider und häufige Varianten betont. Im beschreibenden Teil, der allerdings eine andere Reihenfolge einhält als der Tafelteil, sind Feldkennzeichen im Flug, am Boden, Stimme, geographische Variabilität im Detail (biometrische Angaben) ausgeführt. Es wird nochmals auf ähnliche Arten, Unterschiede zwischen den Geschlechtern, auf Altersmerkmale usw. verwiesen. Darüber hinaus finden sich Angaben zur Lebensweise, Verbreitung, Bestand und Biotop, die mit Literaturangaben abschließen.

„Wassergeflügel" eignet sich nicht nur zum Bestimmen, sondern auch zum Beobachten der Schwäne, Gänse und Enten der Welt.

R. van den Elzen

Hachfeld, B. (1989): *Der Kranich.* — 160 S., 163 Farbabb. Schlütersche Verlagsanstalt, Hannover.

Der Kranich ist bei uns in Mitteleuropa ein Symboltier für den Vogelzug und für den Vogelschutz geworden. Wie kaum ein anderer Vogel beeindruckt er die Menschen bei seinem Wegzug und bei seiner Rückkehr aus dem Winterquartier durch imponierende Größe, grandiose Flugformationen und geheimnisvolle Rufe; sein Ausbleiben wird daher als Verlust empfunden und wirft Fragen nach den Ursachen auf.

Das Buch von Bernd Hachfeld bietet eine allgemeinverständliche Zusammenfassung des Wissensstandes über diesen Vogel und wird auf manche Frage Antwort geben können. Es wird durch hervorragende Farbfotos zahlreicher Fotografen bereichert. Nach einem ausführlichen Lebensbild des Kranichs wird die Beziehung zwischen Mensch und Kranich von der Antike bis zur Neuzeit behandelt. Das letzte (kurze) Kapitel schildert den Kranichschutz in der Bundesrepublik Deutschland, wo einige Idealisten versuchen, die letzten noch vorhandenen Brutplätze zu erhalten.

Ein sachkundiger Text und großformatige Farbfotos stehen in diesem Werk gleichberechtigt nebeneinander und ergänzen sich ausgezeichnet. Das Buch will informieren und Sympathie wecken, und beides wird durch diese Konzeption sicher erreicht. Es ist zu hoffen, daß der Kranich als Symbolvogel helfen wird, Naturschutzgebiete in Deutschland dauerhaft zu erhalten und den darin lebenden Pflanzen und Tieren eine Überlebenschance zu geben.

R. Hutterer

Nietzke, G. (1989): *Die Terrarientiere 1.* — 276 S., Eugen Ulmer, Stuttgart, 4. Auflage.

Nach zehn Jahren erwies sich der populäre zweibändige Nietzke erneut als anpassungsbedürftig an neue Leserschaften, Wünsche und Anforderungen. Band 1 liegt nun in der 4. Auflage vor, in neuem Gewande. Er behandelt auf 107 Seiten die allgemeinen Aspekte der Terraristik: nach einem kurzen entwicklungsgeschichtlichen Abriß die klimatischen, die behälterbezogenen und die technischen Aspekte, dann Ernährung, Futter und schließlich das heute so hinderlich gewordene gesetzliche Umfeld. Gerade der letzte Punkt macht deutlich, wie — leider — nötig eine aktuelle Neubearbeitung sein kann.

Der zweite Teil des Bandes geht auf die „Hauptpersonen" der Terraristik, nämlich die zu haltenden Tiere selbst, ein und schließt die Behandlung der Urodelen und Anuren ab. Deren Arten sind nach Verfügbarkeit, Haltbarkeit und Legalität (einheimische Arten wurden aus diesem Grund nahezu völlig ausgeschlossen) geschickt ausgewählt und zu einem eindrucksvollen Prozentsatz in durchweg sehr schönen Farbbildern dokumentiert. Hierfür ein Kompliment auch dem Verlag! Die Texte sind gut gegliedert, präzise und berücksichtigen sogar verschiedene Unterarten bei polytypischen Arten. Die Informationsfülle ist groß, dokumentiert mit Spezialliteraturzitaten jeweils am Ende der Artkapitel.

Das hohe Niveau, auf dem sich die deutsche Terraristik befindet, geht aber auch aus den allgemeinen Kapiteln des ersten Bandteiles hervor, die schon einige Voraussetzungen an den Leser stellen. Dadurch wird die Terrarienkunde, die ja in Deutschland eine längere und größere Tradition als irgendwo sonst hat, zum befruchtenden Partner der wissenschaftlichen Herpetologie. Diesem Ziel dient auch der neue „Nietzke" in besonderem Maße.

W. Böhme

Trutnau, L. (1988): *Schlangen im Terrarium. Band 1. Ungiftige Schlangen.* — 256 S., Eugen Ulmer, Stuttgart.

Schlangenimporte aus bisher unzugänglichen Ländern, darunter für Mitteleuropa viele Erstimporte, aber auch stärker greifende legislative Restriktionen für die Haltung vieler Arten ließen Autor und Verlag eine dritte Auflage des seit 1979 populär gewordenen „Trutnau'schen zweibändigen Schlangenopus" geraten erscheinen. Wohl mit Recht. Denn 1. ist eine populärwissenschaftliche Darstellung hierzulande noch kaum gehaltener Schlangen und ihrer Ansprüche auch für deren Überleben bei uns nützlich. 2. macht die verstärkte Beherrschung der Zucht dieser faszinierenden Tiere Naturentnahmen für die Liebhabernachfrage überflüssig, stellt also einen unmittelbaren Schutzbeitrag dar. Hierzu wiederum kann das vorliegende Buch beitragen. Seine verhältnismäßig reiche Bebilderung aus durchweg guten Farbphotos gibt einen instruktiven Überblick über die Vielfalt der ungiftigen (Terrarien-)Schlangen. Scolecophidier, also Blind- und Schlankblindschlangen, fehlen hierbei. Zweimal sind Abbildungen mit ihren Legenden vertauscht worden: Abb. 77 mit 79, und Abb. 83 mit 84. In der Nomenklatur bleibt der Autor streckenweise konservativer als nötig (z. B. Umfang von *Natrix*, *Elaphe* u. a.).

Aus der Fülle der verarbeiteten Haltungs- und Zuchterfahrungen kann auch der professionelle Herpetologe viele wertvolle biologische und ethologische Informationen gewinnen, nur leider nicht immer mit Angabe der Quelle. So sucht man z. B. im Falle des äußerst interessanten Paarungsverhaltens von *Psammophis* den hierfür genannten Gewährsmann Steehouder im Literaturverzeichnis vergebens. Doch das Aufzeigen derartiger Mängel besagt nur, daß eine 4. Auflage immer noch weiter verbesserbar ist. Daß sie — und sicher nicht als letzte — kommt, ist zu hoffen, aber auch zu erwarten.

W. Böhme

Heselhaus, R. (1988): *Pfeilgiftfrösche.* — 99 S., Eugen Ulmer, Stuttgart.

Dieses als zweite überarbeitete und erweiterte Auflage bezeichnete Buch hat es vorher in der Form und bei dem Verlag nicht gegeben. Gegenüber der gemeinten Vorläuferausgabe der DATZ-Bücherei (Verlag Hobbing, Essen) erweist es sich als praktisch neu geschrieben. Zielgruppe sind Liebhaber, Halter und Züchter tropischer Frösche, denen ja die neotropischen Dendrobatiden an Farbästhetik, guter Halt- und Züchtbarkeit sowie der Möglichkeit zu faszinierenden Verhaltensbeobachtungen (z. B. Larventransport, Revierkämpfe) äußerst viel zu bieten haben! Das kommt in diesem reich und bunt illustrierten Buch gut zum Ausdruck. Gemäß seiner Zielgruppe ist der Text populär, lebendig und teils narrativ gehalten. Die Einführung in „Ein wenig Systematik" hätte präziser sein können. Die zahlreichen, bisher noch kaum oder nie, schon gar nicht farbig, abgebildeten Farbmorphen („Varianten") vieler Arten, die geographisch vikariierend aufzutreten scheinen, bieten hochinteressante Ansätze für die Wissenschaft nachzuprüfen, ob es sich wirklich nur um „Varianten", oder aber um verschiedene Taxa handelt. In einigen neuerdings analysierten Fällen traf letzteres zu.

W. Böhme

Gruber, U. (1989): *Die Schlangen Europas und rund ums Mittelmeer.* 248 S. mit 203 Farbphotos und 25 Strichzeichnungen. Kosmos Naturführer. Franckh'sche Verlagshandlung W. Keller & Co., Stuttgart.

Nachdem der erste aus der zoologischen Staatssammlung in München kommende Feldführer zur Herpetologie Europas (Diesener/Reichholf: Lurche und Kriechtiere. — Mosaik-Verlag, München 1986) ohne den hauseigenen Herpetologen publiziert wurde, legt dieser nun einen Band vor, der sich von der Flut der mittlerweile gedruckten europäischen Amphibien- und Reptilienführer durch Originalität abhebt. Wichtigster Aspekt: Der geographische Umfang schließt Vorderasien (Türkei, Levantestaaten) und Nordafrika ein. Zum anderen beschränkt er sich auf eine Gruppe, nämlich die Schlangen, die er dafür erheblich ausführlicher dokumentieren kann, auch hinsichtlich des reichen Bildmaterials. Grubers Buch kann daher als erster Fieldguide der nordafrikanischen und vorderasiatischen Schlangenfauna gelten, womit eine wirklich schmerzliche Lücke geschlossen ist!

In seinem Vorwort heischt Gruber nach konstruktiven Anmerkungen zu Aussagen, die in einer zukünftigen Auflage richtiggestellt und aktualisiert werden sollten. Diesem Wunsche wird hier entsprochen: — Zu überarbeiten wäre der Bestimmungsschlüssel (S. 46—50), der für einen Laien zweifellos viel zu kompliziert ist. Die zahlreichen Ausnahmen bei vielen Merkmalsalternativen nehmen oft mehr Raum ein als die jeweiligen Merkmale selbst.

— Manche Verbreitungsangaben stimmen nicht. Z. B. wird der erst 1985 auf Zypern entdeckte *Coluber cypriensis* ausdrücklich als dort gemeinsam mit *C. najadum* vorkommend bezeichnet (S. 71). Diese Art kommt aber gerade nicht auf Zypern vor; im Gegenteil, ältere Meldungen zyprischer *C. najadum* beruhen offenbar auf Verwechslungen mit dem seinerzeit noch unbekannten *C. cypriensis*! 2. Beispiel: In den Artenlisten der Länder und Ländergruppen wird *Natrix tessellata* in den östlichen Anrainerstaaten des Mittelmeeres nur für das nordwestlichste Syrien genannt, kommt aber über Jordanien bis nach Ägypten vor, wo sie leider ungenannt bleibt. 3. Fall: *Psammophis sibilans*, lt. Gruber (S. 159) in der „Nominatform *P. s. sibilans* von Marokko über ganz Nordafrika bis Ägypten". Tatsächlich erreicht *P. sibilans* mediterranes Gebiet nur in Ägypten. Weder für Marokko, Algerien und Tunesien noch für Libyen weist die Spezialliteratur Nachweise aus. Im westlichen subsaharischen Afrika wird *P. sibilans* dazu noch durch Zwillingsarten vertreten (*P. rukwae*, *P. phillipsi*), deren artliche Verschiedenheit von *P. sibilans* länger bekannt ist. Das dem Text beigegebene Photo zeigt eine juvenile *P. phillipsi*, die — wie eine Nachfrage beim Bildautor ergab — aus dem Süden Togos stammt.

— Eine weitere Fehlbeschriftung gilt für die auf S. 51 als „Schmuckphoto" abgebildete Schlange. Auf der Legende (S. 41) als Würfelnatter (*Natrix tessellata*) ausgewiesen, handelt es sich jedoch um eine sehr charakteristische Vipernatter (*N. maura*).

Angesichts der Fülle aktueller und präziser Information fallen die genannten Mängel kaum ins Gewicht. Sie werden mehr als wettgemacht durch den Umstand, hier erstmals einen farbigen Feldführer zur Schlangenfauna auch der Europa benachbarten Gebiete verfügbar zu haben, der nicht nur die artliche Vielfalt, sondern oft auch die innerartliche Variabilität in durchweg guten Bildern belegt und — neben biologischen und ökologischen Angaben — angemessen im Text berücksichtigt.

W. Böhme

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. — *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. — Manuscripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. — Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1, West Germany.

Review. — Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. — Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s') address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). — Ent. monthly Mag. 95: 139—143.

— (1975): Familiy Dolichopodidae. — In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212—258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. — Bonn. zool. Beitr. 34: 273—277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. — Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. — Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

[Deutsche Fassung im nächsten Heft]

Bonner zoologische Beiträge
Band 41, Heft 1, 1990

INHALT

40 Jahre „Bonner zoologische Beiträge"
R. Hutterer ... 1

Small Indian mongoose *Herpestes auropunctatus* (Hodgson, 1836) on the Adriatic Islands of Yugoslavia
N. Tvrtković & B. Kryštufek ... 3

Die Verbreitung einiger Fledermausarten in Griechenland
O. v. Helversen & R. Weid ... 9

The food of the tawny owl (*Strix aluco* L.) from near a bat cave in Poland
M. Kowalski & G. Lesiński ... 23

Öko-ethologische Beobachtungen am Nest der Kleinralle (*Porzana parva*)
H. Dittberner & W. Dittberner ... 27

Nesting of the Manx Shearwater (*Puffinus puffinus* Brünnich, 1764) on the Island of Tenerife (Canary Islands)
E. Hernández, M. Nogales, V. Quilis & G. Delgado ... 59

Shallow-water Pycnogonida from Kenya and Sri Lanka, with descriptions of three new species
H.-G. Müller ... 63

Considerations about *Ocnerodrilus occidentalis* (Oligochaeta: Ocnerodrilidae) in the Canary Islands
J. A. Talavera ... 81

Buchbesprechungen ... 89

QL
1
372z
JH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Band 41, Heft 2, 1990 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 2	S. 95—107	Bonn, September 1990

The morphology of the syrinx in the Charadriiformes (Aves): Possible phylogenetic implications

Catherine Brown & David Ward

Abstract. The avian vocal structure, the syrinx, is used in a single-character examination of phylogeny in the shorebirds (Charadriiformes). The two major trends evident are the reduction in the number of parts constituting the pessulus and an increase in the ossification of the tracheobronchial region. The patterns of variation in syrinx structure are largely consistent with recent phylogenetic analyses using skeletal and biochemical characters (Strauch 1978, Sibley & Ahlquist 1985). However, considerable variation was found in the structure of the syrinx of coursers (Cursoriinae), which is inconsistent with the most recent classification of this group (Urban et al. 1986). In addition, the similarity of syrinx structure of the plovers *Vanellus* and coursers *Rhinoptilus*, which is supported by behavioural data on agonistic displays, suggests that these two groups may be closely related and not just convergently similar as was previously thought (Snow 1978). The syrinx structure of the sandgrouse (Pteroclididae) is unlike that of the doves (Columbiformes) or the plovers (Charadriiformes), groups with which this family is usually associated (Wetmore 1960, Maclean 1967, Sibley & Ahlquist 1985).

Key words. Syrinx, shorebirds, Charadriiformes.

Introduction

The order Charadriiformes (shorebirds) includes limicoline (plovers and sandpipers), aerial-littoral (gulls and pratincoles) and natatorial (alcids) forms. These groups, together with several other less familiar groups, constitute the order Charadriiformes of Wetmore (1960). This study was conducted with the intention of helping to resolve the following questions:

a) Are sandgrouse (Pteroclididae) members of the order Charadriiformes or the order Columbiformes?
b) What are the relationships between the Burhinidae (stone curlews) and the rest of the Charadriiformes?
c) Is the family Glareolidae (coursers and pratincoles) descended from the larine (Laridae — gulls and terns) or pluvialine (Charadriidae — plovers) branch of charadriiform evolution?
d) Do the Scolopacidae (sandpipers) and Charadriidae (plovers) constitute a monophyletic lineage within the order?

Syrinx structure

Syringeal morphology was first applied to the classification of birds by Nitzsch (1829), who described the syringes of many European passerine and non-passerine birds. Subsequently, there have been a number of detailed studies of syringeal anatomy (e. g. Ames 1971, Warner 1972, Cannell 1986).

The avian syrinx was first described by Herissant (1753) who recognized it as the source of voice in the domestic duck. The syrinx is a specialized structure in the respiratory pathway situated at the junction between the trachea and the bronchi. It lies within the interclavicular air-sac which is the only unpaired air-sac of the avian lung/air-sac system (Nottebohm 1975).

Traditionally, syringes are classified by position: tracheal (a modification of the lower end of the trachea), bronchial (a modification of the bronchi), or, as in most birds, tracheobronchial (involving both the trachea and the bronchi). The syrinx is associated with a number of muscles, of which there are two basic types:

(a) the paired extrinsic muscles, which originate away from the syrinx and insert on it. There are two types of extrinsic muscles, the tracheolateralis and sternotrachealis muscles. The former originate at the lateral surface of the cricoid cartilage of the larynx and extend down the lateral surface of the trachea to insert on the ventral and/or lateral surface of one or more elements of the syringeal region. The sternotrachealis muscles originate on the internal surface of the coracoid or the costal process of the sternum, or on the internal surface of one or more of the ribs and insert on the lateral and/or ventral surface of the trachea, or on tissues surrounding the trachea.

(b) intrinsic muscles, which originate and insert on the syrinx. Charadriiformes birds do not possess intrinsic muscles (pers. obs.).

The vibratile elements of the syrinx are the paired tympaniform membranes. Syringeal membranes vary in thickness and flexibility, sometimes blending into a sheet of cartilage, and are of two kinds. The pair of internal tympaniform membranes comprise most of the internal surface of the bronchi and are supported at the edges by tracheal rings and bronchial semi-rings. The external tympaniform membranes are the largest of the membranes on the lateral side of the syrinx. Between the two bronchial openings a small septum extends forward into the trachea. The free margin of this septum is a crescent-shaped membrane known as the semi-lunar membrane. It is supported by a small ridge, the pessulus, a bony or cartilaginous rod lying in the mid-sagittal plane of the trachea at the junction of the internal tympaniform membranes. The internal and external tympaniform membranes may each bear a lip near the semi-lunar membrane, known as the internal and external labia.

Some disputed aspects of the phylogeny of the Charadriiformes

a) Pteroclididae: Sandgrouse are seed-eating, desert birds with cryptic coloration, long, pointed wings and a short bill typical of granivorous birds. Behaviourally they are similar to several other arid-adapted charadriiforms (Maclean 1967). Their young, like those of the Charadriiformes, are downy and precocial. The Pteroclididae have traditionally been included with the Columbiformes (doves) on the basis of morphological and ecological similarities (Wetmore 1960). This classification has been the cause of much dispute and there is a growing body of evidence to suggest that the sandgrouse belong with the Charadriiformes. Maclean (1967) presented evidence for the inclusion of the sandgrouse in the Charadriiformes based on similarities of breeding biology, behaviour, some morphology and pterylosis. Fjeldsa (1976) made an extensive cladistic study of the orders Charadriiformes and Columbiformes in which he concluded that the doves are an early side branch from the charadriiform line. The doves then became arboreal, adopted perching habits and underwent a complete change in breeding biology. He suggested that the sandgrouse diverged later from the glareolid line (coursers and pratincoles) and advocated that both the doves and the sandgrouse be included in the Charadriiformes as the sub-order Columbae. Based on comparisons of DNA material of charadriiforms and sandgrouse, Sibley & Ahlquist (1985) placed the Pteroclididae with the charadriiforms and suggested that the infraorder Pterocletes is a sister group of the infraorder Charadrii.

b) Burhinidae: Like the sandgrouse, many of the burhinids (stone curlews) are arid-adapted. The stone curlews are birds of crepuscular and nocturnal habit. Their plumage is cryptic, the bill stout and their legs have swollen tibiotorsal joints. The chicks are downy and precocial. The Burhinidae were placed nearest the Otididae (Gruiformes) by Lowe (1931) on account of certain skeletal similarities of these two groups, but their charadriine affinities are indicated by protein evidence (Ahlquist 1974), as well as by chick plumages (Jehl 1968). Jehl (1968) suggested that the Burhinidae were allied to the Haematopodidae (oystercatchers) and Recurvirostridae (stilts and avocets). Ahlquist (1974) found the IFPA patterns of *Burhinus* to resemble those of *Haematopus* and *Recurvirostra* and some sandpipers more than those of the bustards (Otididae) and suggested that the Burhinidae may be the most primitive group in the Charadriiformes.

c) Glareolidae: Coursers and pratincoles are fairly small birds with grey or brown upperparts, white underparts and bold facial markings. The wings are long and pointed in pratincoles (Glareolinae) and shorter and more rounded in coursers (Cursoriinae). The bill has a slight downward curve. Lowe (1931 b) considered the Glareolidae to be closely allied to the Chionididae (sheathbills) and Dromadidae (crab plover). Bock (1964) found that the differences between the Glareolidae and Charadriidae are minor and suggested that the two families may be closely related. Jehl (1968), in a study of the downy plumage of charadriiform young, suggested that any affinity between the Glareolidae and Charadriidae should be found in the Cursoriinae rather than in the more specialized Glareolinae. Jehl (1968) agreed with Bock (1964) that the Glareolidae and Charadriidae were closely related and suggested that the superfamily Glareolidea was superfluous and that the Charadriidae and Glareolidae be placed in the super-family Charadrioidea.

d) Scolopacidae and Charadriidae: The relationship between the Scolopacidae and the Charadriidae, and the question of whether they constitute a monophyletic lineage, has been the cause of much debate. Earlier workers have assumed either that all waders represent a monophyletic group (Jehl 1968) or, that the Charadriidae and Scolopacidae form one monophyletic group, and the Lari (gulls and terns) and the remaining shorebirds a second such group (Wetmore 1960). Fjeldsa (1977) suggested that the lapwing form (*Vanellus* — Charadriidae) gave rise not only to the typical plovers but also to the coursers and the more primitive Scolopacidae. Sibley & Ahlquist (1972) found the patterns of egg-white proteins of the scolopacine waders to differ from the main charadriiform pattern and suggested that the Scolopacidae may be more different from the Charadriidae than originally thought. In a later paper, using comparisons of DNA material, Sibley & Ahlquist (1985) showed that the oldest division of the Charadriiformes was between the Scolopacidae and the Charadriidae. Strauch (1978), using skeletal characters, divided the Charadriiformes into three phyletic lines, namely the Scolopaci, Charadrii and the Alcae (auks). Strauch (1978) included the Lari in the Charadrii line, along with the Recurvirostridae, Glareolidae, Haematopodidae, Ibidorhynchidae and Dromadidae.

Material and Methods

Whole syringes (fresh or preserved in alcohol) were dehydrated and set in paraplast (a commercial plastic wax). Sections (7 μm thick) were cut and stained with Mallory's Triple stain as described by Drury & Wallington (1980). The optimal time for staining was found to be 4.5 min. Fifteen species from five families (Charadriidae, Scolopacidae, Pteroclididae, Laridae and Glareolidae) were examined. Five specimens of each of the following species were examined: *Vanellus coronatus*, *V. melanopterus*, *V. lugubris*, *V. senegallus* and *V. armatus* (Charadriidae). Since there was no intraspecific variation in any of the five *Vanellus* species, and because there was no sexual dimorphism in vocalizations of any of the other species, only one specimen of each of the other species was examined. All specimens were adult and were collected by us (*Vanellus* spp.) or obtained from the Transvaal Museum, Pretoria, South Africa.

Results

With the exception of the Double-banded Courser *Rhinoptilus africanus* (Glareolidae) (Fig. 1), all the other species examined had upper tracheal rings (above the tympanum) which were laterally flattened in transverse section and had ridges on their craniad and caudad surfaces. These ridges were composed of hyaline cartilage. The Bronzewinged Courser *Rhinoptilus chalcopterus* (Fig. 2), Crowned Plover *Vanellus coronatus* (Fig. 3), Blackwinged Plover *V. melanopterus* (Fig. 4), Lesser Blackwinged Plover *V. lugubris*, African Wattled Plover *V. senegallus* and Blacksmith Plover *V. armatus* had upper tracheal rings that were ossified around most of their circumference, with a cartilaginous cavity in the centre of each tracheal ring.

The shape of the upper tracheal rings of all the species examined, with the exception of *Rhinoptilus africanus*, was such that the rings overlapped with one another to form a close-knit tracheal wall. In *Rhinoptilus chalcopterus* and all five *Vanellus* species, the tracheal rings were ossified and fused at the tympanum. The first two bronchial semirings were also ossified. A number of the other species examined also had ossified, but not fused, tracheal rings in the tympanic region. These species were the Redwinged Pratincole *Glareola pratincola* (Glareolidae — tracheal rings (Tr) 1—3 and bronchial ring (Br) 1 (counting from the tracheobronchial junction) (Fig. 5), Curlew Sandpiper *Calidris ferruginea* (Scolopacidae — Tr 1—5 and Br 1—2) (Fig. 6), Ethiopian Snipe *Gallinago nigripennis* (Scolopacidae — Tr 1—4) (Fig. 7), and the Ruff *Philomachus pugnax* (Scolopacidae — Tr 1—5 and Br 1—4) (Fig. 8).

The first bronchial ring of the Wood Sandpiper *Tringa glareola* (Scolopacidae) was modified in that it was far larger than the other bronchial rings (Fig. 9). In this species, the bronchial walls were greatly thickened by loose connective tissue and protruded into the lumen, forming a distinct external labium. The first four bronchial rings of the Spotted Dikkop *Burhinus capensis* (Burhinidae) were similarly enlarged and well supported by connective tissue (Fig. 10). In both these species, the syringeal area showed no sign of ossification, the rings being cartilaginous. In all the species examined, with the exception of the Namaqua Sandgrouse *Pterocles namaqua* (Pteroclididae — Fig. 11), the tracheal rings surrounding the syringeal area were

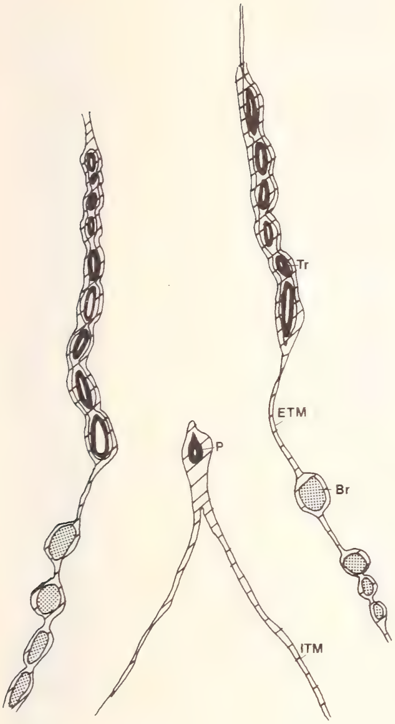


Fig. 1 (left): Longitudinal section of the syrinx of the Doublebanded Courser *Rhinoptilus africanus.* Br = bronchial semiring; ETM = external tympaniform membrane; ITM = internal tympaniform membrane; M = marrow cavity; P = Pessulus; SLM = semilunar membrane; Tr = tracheal ring. Tissue types are shaded as follows: cartilage = dotted; connective tissue = hatched; bone = black.

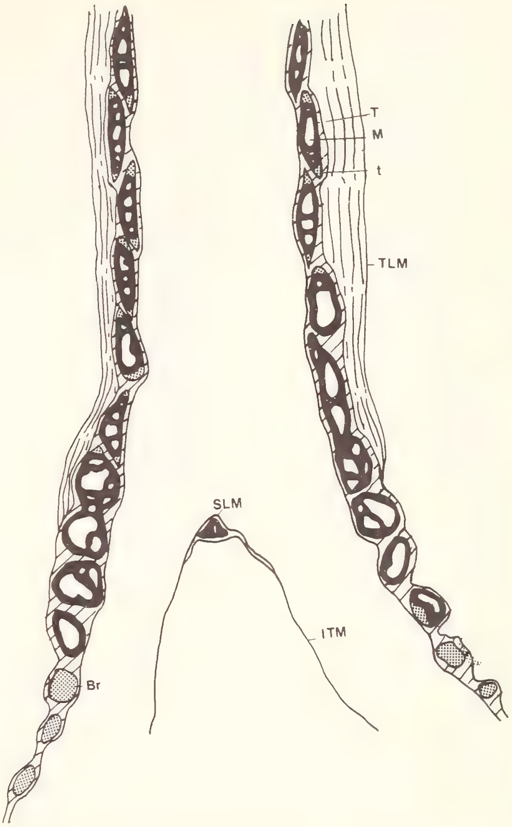
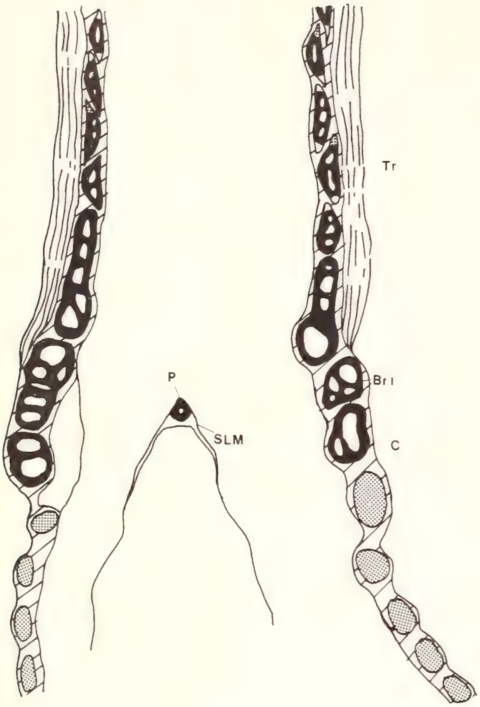


Fig. 2 (right): Longitudinal section of the syrinx of the Bronzewinged Courser *Rhinoptilus chalcopterus.* Br = bronchial semiring; C = connective tissue (dense); ITM = internal tympaniform membrane; M = marrow cavity; P = pessulus; SLM = semilunar membrane; Tr = ridge on the posterior and anterior edges of the laterally-flattened tracheal rings. Shading as for Fig. 1.

rounded or only slightly flattened in transverse section. The unmodified bronchial rings were cartilaginous and rounded.

There was considerable interspecific variation in the structure of the semilunar membrane and pessulus of the species examined, with a number of trends evident. The burhinids, larids and pteroclids all had a large septum with a pessulus consisting of a number of pieces of cartilage. The pessulus of the Kelp Gull *Larus dominicanus* (Laridae — Fig. 12) also consisted of a number of cartilage pieces, although it was not possible to discriminate other features of this species' syrinx because of the dif-



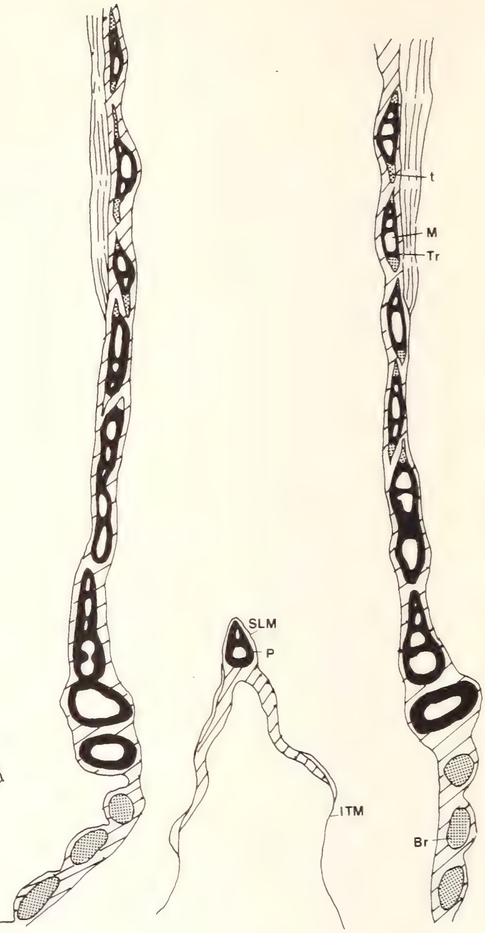
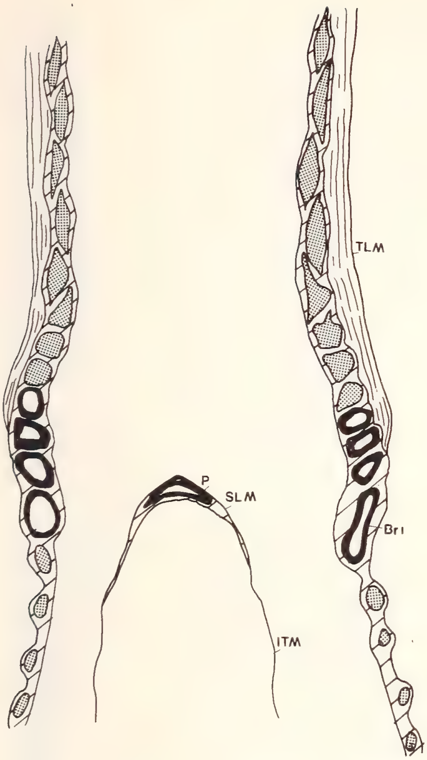


Fig. 3 (left): Longi tudinal section of the syrinx of the Crowned Plover *Vanellus coronatus*. Br1 = first bronchial semiring; Br = bronchial semiring; ITM = internal tympaniform membrane; M = marrow cavity; SLM = semilunar membrane; TLM = tracheolateralis muscle; T = tracheal ring; t = ridge or tail on posterior and anterior edges of the laterally-flattened tracheal rings. Shading as for Fig. 1.

Fig. 4 (right): Longitudinal section of the syrinx of the Blackwinged Plover *Vanellus melanopterus*. Br = bronchial semiring; ITM = internal tympaniform membrane; M = marrow cavity; P = pessulus; SLM = semilunar membrane; Tr = tracheal ring; t = ridge or tail on posterior and anterior edges of the laterally-flattened tracheal rings. Shading as for Fig. 1.

ficulty experienced in sectioning (owing to the large size and high degree of ossification). *Tringa glareola* (Scolopacidae) had a similar septum and pessulus (Fig. 9) to those of the specimens from the above three families (Burhinidae, Laridae and Pteroclididae), with three cartilaginous pieces making up the pessulus. Among the Scolopacidae, there appeared to be considerable variation in pessulus structure.



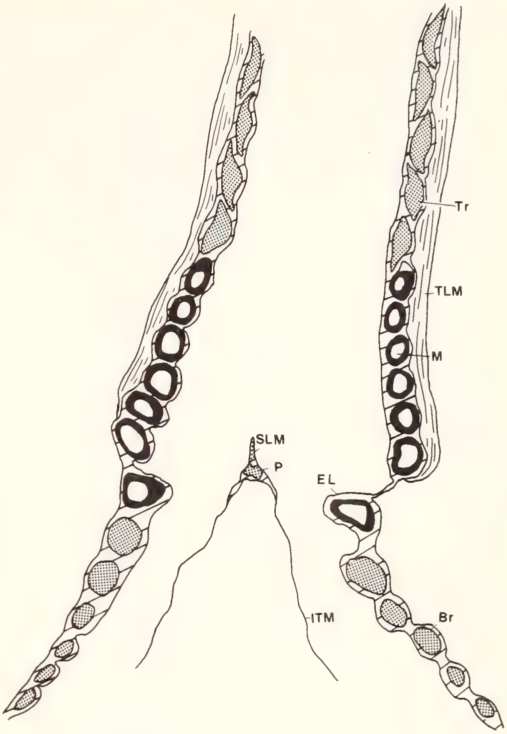
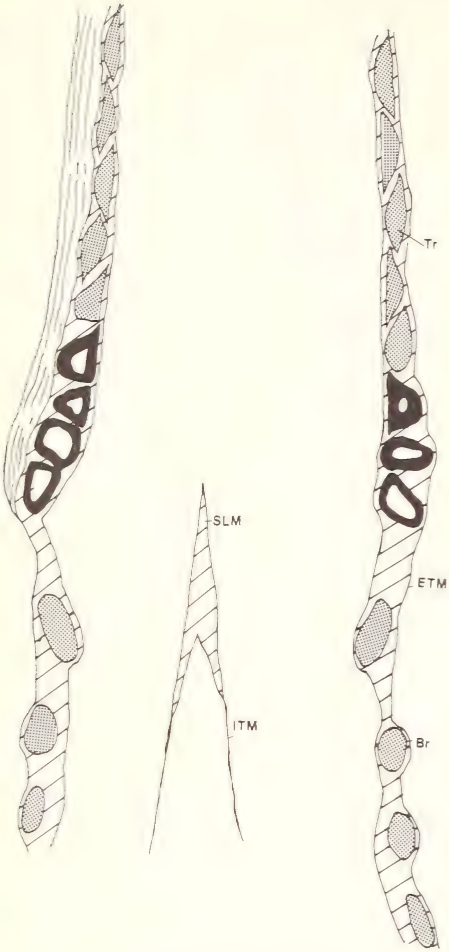


Fig. 5 (left): Longitudinal section of the syrinx of the Redwinged Pratincole *Glareola pratincola*. Br = bronchial semiring; ITM = internal tympaniform membrane; M = marrow cavity; P = pessulus; SLM = semilunar membrane; Tr = tracheal ring; TLM = tracheolateralis muscle; t = ridge on posterior and anterior edges of the laterally-flattened tracheal rings. Shading as for Fig. 1.

Fig. 6 (right): Longitudinal section of the syrinx of the Curlew Sandpiper *Calidris ferruginea*. Br = bronchial semiring; EL = external labium; ITM = internal tympaniform membrane; M = marrow cavity; P = pessulus; SLM = semilunar membrane; Tr = tracheal ring; TLM = tracheolateralis muscle. Shading as for Fig. 1.

Philomachus pugnax had an ossified, elongate pessulus (Fig. 8), while *Calidris ferruginea* had a similar pessulus but with little cartilage. *Tringa glareola* had an intermediate condition between these two species, having more cartilage than *C. ferruginea* and no bone. *Gallinago nigripennis* had no pessulus and the septum consisted of only dense, regular connective tissue (Fig. 7). The pessulus was a vertically elongate structure in *Rhinoptilus africanus* (Glareolidae). In the *Vanellus* spp. (Charadriidae), there was a crescent-shaped semilunar membrane and a pessulus consisting of a single, large bone with a cartilaginous cavity.

The morphology of the syrinx of *Pterocles namaqua* (Pteroclididae) was considerably different from that of the other species studied. The tracheal rings at the tracheobronchial junction were highly modified. The first three tracheal rings were



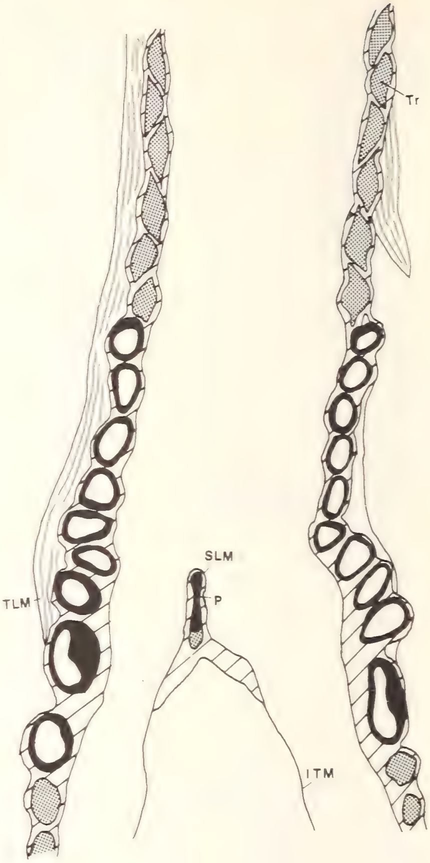
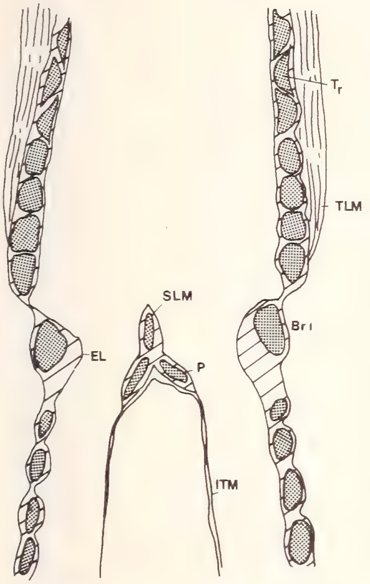


Fig. 7 (left): Longitudinal section of the syrinx of the Ethiopian Snipe *Gallinago nigripennis*. Br = bronchial semiring; ETM = external tympaniform membrane; ITM = internal tympaniform membrane; SLM = semilunar membrane; Tr = tracheal ring. Shading as for Fig. 1.

Fig. 8 (right): Longitudinal section of the syrinx of the Ruff *Philomachus pugnax*. Br = bronchial semiring; ITM = internal tympaniform membrane; SLM = semilunar membrane; Tr = tracheal ring; M = marrow cavity; TLM = tracheolateralis muscle; P = pessulus. Shading as for Fig. 1.

laterally flattened in transverse section and the caudal ends were more rounded than the cranial ends. These rings lay facing inwards at about 45°. The tracheal rings were cartilaginous. Tracheal rings 4—6 were rounded, although irregularly so, and were cartilaginous. The upper tracheal rings resembled those of other members of the Charadriiformes. The first bronchial ring was laterally flattened and cartilaginous but, unlike the tracheal rings, lay in a vertical position directly opposite the pessulus.



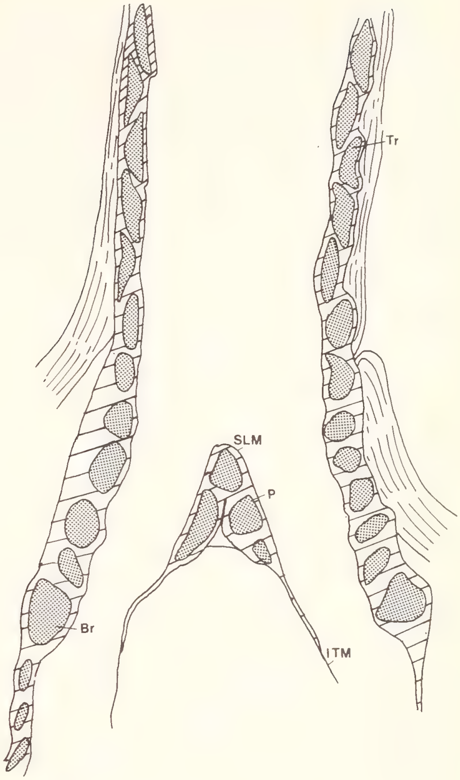


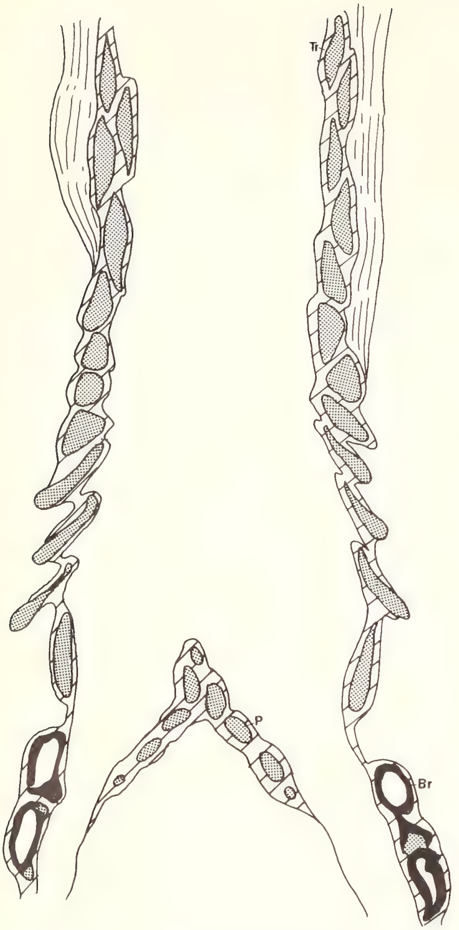
Fig. 9 (left): Longitudinal section of the syrinx of the Wood sandpiper *Tringa glareola*. Br1 = first bronchial semiring; Br = bronchial semiring; ITM = internal tympaniform membrane; SLM = semilunar membrane; Tr = tracheal ring; TLM = tracheolateralis muscle; P = pessulus; EL = external labium; ETM = external tympaniform membrane. Shading as for Fig. 1.

Fig. 10 (right): Longitudinal section of the syrinx of the Spotted Dikkop *Burhinus capensis*. Br = bronchial semiring; ITM = internal tympaniform membrane; SLM = semilunar membrane; Tr = tracheal ring; P = pessulus. Shading as for Fig. 1.

The other bronchial rings were ossified around most of their perimeter and had a marrow cavity in the centre. Some bronchial rings were joined by a layer of cartilage.

Discussion

Several trends were evident in the syringeal structure of the charadriiform species examined. The syringes of the Burhinidae and Pteroclididae are assumed to be primitive because the pessulus was large, cartilaginous and consisted of many pieces. In addition, the syrinx lacked ossification. There appeared to be a divergence in syrinx structure between the Scolopacidae and the Charadrii (of Strauch 1978). The scolopacids showed a retention of the cartilaginous syringeal components, while the



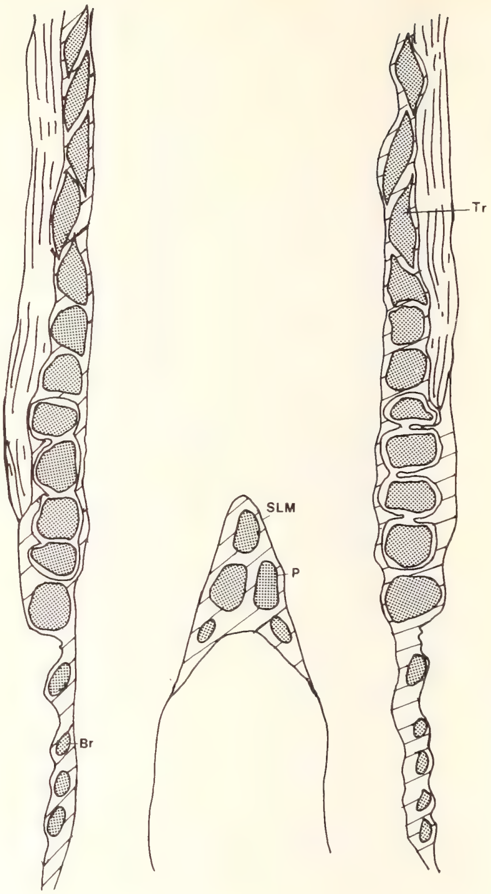


Fig. 11 (left): Longitudinal section of the syrinx of the Namaqua Sandgrouse *Pterocles namaqua*. Br1 = first bronchial semiring; ITM = internal tympaniform membrane; SLM = semilunar membrane; Tr1 = first tracheal ring; P = pessulus; TLM = tracheolateralis muscle; t = tail. shading as for Fig. 1.

Fig. 12 (right): Longitudinal section of the syrinx of the Kelp Gull *Larus dominicanus*. Br = bronchial semiring; ITM = internal tympaniform membrane; SLM = semilunar membrane; Tr = tracheal ring; P = pessulus. Shading as for Fig. 1.

Charadrii had highly ossified tracheal rings which were fused at the tympanum and they had a bony pessulus. The divergence of these two groups agrees with the evidence of Strauch (1978) and Sibley & Ahlquist (1985), using skeletal and biochemical characters, respectively. Of the scolopacids examined, the only species with a bony pessulus was *Philomachus pugnax*. We suggest that there is a trend in the Scolopacidae of a reduction in the pessulus with *Gallinago nigripennis* most recently evolved, since it has no pessulus at all. Within the scolopacids, only *Tringa glareola* lacked ossification in the tympanic region of the trachea.

The glareolid syringes were very similar to the charadriid syringes. The syrinx of *Rhinoptilus chalcopterus* (Glareolidae) was almost identical to those of the five *Vanellus* species examined, suggesting that the two groups are very closely related. This is supported by field observations of the behaviour of these six species (Ward 1987, pers. obs.) since all six species exhibit a double-wing flick in agonistic display, a display not exhibited by other charadriiform birds. The plumage similarity of *Vanellus coronatus* and *R. chalcopterus* was previously considered to be a case of convergent evolution (Snow 1978), but this may indeed be the result of a shared dived character. The syringeal structure of *Rhinoptilus africanus* was very different from *R. chalcopterus* and from all over species examined. *R. africanus* lacked the ridges on the upper tracheal rings characteristic of the other species of Charadriidae and Glareolidae examined. In addition, the pessulus and semilunar membrane of *R. africanus* was elongated rather than rounded as was the case in the other species of the Glareolidae and Charadriidae. Therefore, *R. africanus* showed no syringeal affinities (apart from ossified tracheal rings) with the other members of these two families. Behaviourally, *R. africanus* differs from *R. chalcopterus* in lacking the double-wing flick agonistic display (pers. obs.) and does not “pump” its body up and down while holding its head still in agonistic display, as do *Cursorius temmincki* (pers. obs.) and *C. cursor* (Cramp & Simmons 1983). The genera *Cursorius* and *Rhinoptilus* have been lumped into a single genus *Cursorius* in the most recent taxonomic treatment of the group (Urban et al. 1986, but see Wolters 1975—1982). The considerable variation in syringeal morphology and behaviour in this group suggests that the genus *Rhinoptilus* should be reinstated and *R. africanus* may not be a member of either this genus or *Cursorius*. A parsimonious solution is to reinstate *R. africanus* to its former position in the monotypic genus *Smutsornis* (Roberts 1940, see also Wolters 1975—1982).

The relationships of the Burhinidae with the rest of the Charadriiformes remain obscure. The Burhinidae have been allied to the Haematopodidae and Recurvirostridae by Jehl (1968) and Ahlquist (1974). However, since neither of these two families was included in the scope of this study it is not possible to comment on that relationship. The syrinx of *Burhinus capensis* lacked ossification, had a large septum and a multicomponent pessulus. Based on these characteristics, we support Ahlquist’s (1974) contention that the Burhinidae is a primitive group in the order Charadriiformes. This is based on the hypothesis that the general trends in the evolution of the charadriiform syrinx are towards a reduction in the size of the pessulus (and the number of components therein) and an increase in the ossification of the tracheal rings at the tracheobronchial junction. Further clarification of the systematic position of the Burhinidae may be obtained by comparison of the syringes of this family with those of the Haematopodidae and Recurvirostridae.

The syrinx of *Pterocles namaqua* (Pteroclididae) differed greatly from that of any other members of the Charadriiformes examined and from the columbiform syrinx (Warner 1972). The pessulus of the sandgrouse is considered primitive, consisting of numerous cartilaginous pieces. If the Pteroclididae are indeed members of the Charadriiformes then, in all likelihood, they split off early from the main charadriiform line. Evidence for the inclusion of the Pteroclididae with the Charadriiformes has been provided by several authors (Maclean 1967, Fjeldsa 1976, Sibley & Ahlquist 1985). This affinity is not indicated by their syringeal structure. Although *P. namaqua* shares one syringeal feature with *Columba palumbus* (Columbidae), that of asymmetrically-inserted extrinsic tracheal muscles, the other major syringeal features are not shared with those of the doves.

The results obtained for *Larus dominicanus* also suggest that the Laridae constitute a primitive group, because the syringeal components of the single species examined were not ossified and it had a multicomponent pessulus. However, little else can be determined because of the difficulty in sectioning such a large specimen.

Conclusions

The variations in syringeal structure in the order Charadriiformes show a number of trends. These trends appear to have some taxonomic importance since they are correlated with recognized divisions within the order, derived from examination of skeletal and biochemical material. The two major trends are the reduction in the number of components comprising the pessulus and an increase in the ossification of the tracheobronchial region. The results of this study indicate that syringeal morphology may be a useful indicator of phylogeny. Further work will need to encompass more families and more species both within the order and in orders such as the Columbiformes and Gruiformes to determine the extent and importance of syringeal variation in the phylogeny of the Charadriiformes.

Acknowledgements

We thank Tamar Cassidy and the Transvaal Museum, Pretoria who kindly supplied most of the alcohol specimens. Financial support was provided by the C. S. I. R., Frank M. Chapman Fund (to DW) and the University of Natal. Waltraud Holsten and Prof. Dr. E. Gwinner kindly translated the German summary.

Zusammenfassung

Als Einzelmerkmalsprüfung der Phylogenie der Watvögel (Charadriiformes) wird der Stimmapparat, die Syrinx, benutzt. Die zwei klaren Hauptrichtungen sind die Reduktion der Teile, die den Pessulus bilden, und eine Zunahme der Verknöcherung der Tracheo-Bronchialregion. Das Variationsmuster der Syrinxstruktur ist überwiegend übereinstimmend mit gegenwärtigen phylogenetischen Analysen, bei denen Skelett- und biochemische Merkmale benutzt werden (Strauch 1978, Sibley & Ahlquist 1985). In der vorliegenden Arbeit wurde jedoch eine erhebliche Variation bei der Syrinx der Rennvögel (Cursoriinae) gefunden, die nicht mit der gebräuchlichen Klassifikation dieser Gruppe übereinstimmt (Urban et al. 1986). Zusätzlich deutet die Ähnlichkeit der Syrinxstruktur der Regenpfeifer *Vanellus* und der Rennvögel *Rhinoptilus* — durch verhaltensbiologische Daten an agonistischen Zurschaustellungen gestützt — auf eine nahe Verwandtschaft dieser zwei Gruppen. Der Ähnlichkeit der beiden Familien liegt also nicht nur konvergente Entwicklung zugrunde. Die Syrinxstruktur der Flughühner (Pteroclididae) unterscheidet sich von der der Tauben (Columbiformes) und der der Watvögel (Charadriiformes), zu denen sie normalerweise gezählt werden (Wetmore 1960, Maclean 1967, Sibley & Ahlquist 1985).

References

Ahlquist, J. E. (1974): The relationships of the shorebirds (Charadriiformes). — Unpubl. Ph. D. thesis, Yale University.

Ames, P. L. (1971): The morphology of the syrinx in passerine birds. — Bull. Peabody Mus. nat. Hist. 37: 1—194.

Cannell, P. F. (1986): Syringeal complexity and the ordinal systematics of "higher birds". — Unpubl. Ph. D. thesis, City University of New York.

Cramp, S. & K. E. L. Simmonds (1983): The birds of the western Palearctic. vol. III. — Oxford: Oxford University Press.

Drury, R. A. B. & E. A. Wallington (1980): Carleton's histological technique. — Oxford: Oxford Univ. Press.

Fjeldsa, J. (1977): The systematic affinities of the sandgrouse Pteroclidae. — Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren. 139: 176—243.

Herissant, M. (1753): Recherches sur les organes de voix des quadrupedes et de celle des oiseaux. — Acad. Roy. Sci. Mem. 279—295.

Jehl, J. R. (1968): Relationships in the Charadrii (shorebirds): A taxonomic study based on color patterns of the downy young. — Mem. San Diego Soc. Nat. Hist. 3.

Lowe, P. R. (1931 a): On the relations of the Gruimorphae to the Charadriimorphae and Rallimorphae, with reference to the taxonomic position of the Rostrafulidae, Jacanidae and Burhinidae (Oedicnemidae olim); with a suggested new order (Telmatomorphae). — Ibis 73: 491—534.

— (1931 b): An anatomical view of the "waders" (Telmatomorphae), with special reference to the families, sub-families and genera within the suborders Limicolae, Grui-Limicilae and Lari-Limicolae. — Ibis 73: 712—771.

Maclean, G. L. (1967): Die systematische Stellung der Flughühner (Pteroclidae). — J. Orn. 108: 203—217.

Nitzsch, C. L. (1829): Observationes de Avium Arteria carotide communi. — Halle 26.

Nottebohm, F. (1975): Vocal behavior in birds. — In Farner, D. S. & J. R. King (Eds.). Avian Biology vol. V. Academic Press, New York.

Roberts, A. (1940): The birds of South Africa. — Witherby Press, London.

Sibley, C. G. & J. E. Ahlquist (1972): A comparative study of the egg-white protein in non-passerine birds. — Bull. Peabody Mus. nat. Hist. 37: 1—194.

— & — (1985): The relationships pf some groups of African birds based on comparisons of the genetic material, DNA. — Proc. Int. Symp. Afr. Verts., Alexander Koenig Museum, Bonn.

Snow, D. W. (1978): An atlas of speciation in African nonpasserine birds. — British Museum Natural History, London.

Strauch, J. G. (1978): The phylogeny of the Charadriiformes (Aves): A new estimate using the method of character compatibility analysis. — Trans. Zool. Soc. Lond. 34: 263—345.

Urban, E. K., C. H. Fry & S. Keith (Eds.) (1986): Birds of Africa. vol. II. — Academic Press, London.

Ward, D. (1987): The biology and systematic relationships of Crowned, Blackwinged and Lesser Blackwinged Plovers. — Unpubl. Ph. D. thesis, Univ. of Natal, Pietermaritzburg.

Warner, R. W. (1972): The syrinx in the family Columbidae. — J. Zool. Lond. 166: 385—390.

Wetmore, A. (1960): A classification of birds of the world. — Smithsonian Misc. Coll. 139 (11): 35.

Wolters, H. E. (1975—1982): Die Vogelarten der Erde. — Verlag Paul Parey, Berlin.

Catherine Brown, Dr. David Ward, Dept. of Zoology & Entomology, University of Natal, P. O. Box 375, Pietermaritzburg 3200, South Africa. Present address of DW and address for correspondence: Mitrani Centre for Desert Ecology, Jacob Blaustein Institute for Desert Research, Ben Gurion University of the Negev, Sede Boqer Campus 84993, Israel.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 2	S. 109—112	Bonn, September 1990

Variation in the Cinnamon-breasted Warbler of the South West Arid Zone of the Afrotropics

P. A. Clancey

Abstract. The Cinnamon-breasted Warbler *Euryptila subcinnamomea* (A. Smith, 1847) is an uncommon endemic of low scrub growing among rocks on the plateau of the South West Arid Zone of the Afrotropics, extending from central Namibia, south to the Karoo regions of the Cape Province. It is closely allied — perhaps even congeneric — to species of small barred bush warblers now grouped in the genus *Calamonastes* Sharpe, 1883, but in contrast with its three component species (*C. simplex*, *C. stierlingi* and *C. fasciolatus*) is currently believed to show no taxonomically significant variation. Study of the available material of *E. subcinnamomea* in southern African collections reveals that it is not monotypic, varying as it does in colouration in association with rainfall levels, and two subspecies require to be now recognised. For one of the subspecies a name is introduced herein.

Key words. Aves, *Euryptila*, subspecific variation, climate.

The Cinnamon-breasted Warbler *Euryptila subcinnamomea* (A. Smith, 1847: Kamiesberg, Little Namaqualand, north-western Cape Province) is a sparse and local endemic sylviid of the mountains of the plateau regions back from the coast of the south-west Afrotropics, ranging from the Naukluft Mtns of Namibia, south to the Succulent Karoo of the western Cape, thence locally east to the south of the Orange R. to about 25° E. (Clancey 1985). It affects stunted karooid scrub growing among accumulations of boulders on eroded hillsides and the rock-walls of gorges, and is of necessity local and seldom common. It is allied to the African barred warbler complex of the genus *Calamonastes*, which replaces it to the north and east of its range, such spatially remote taxa species of woodland savanna types (mainly *Acacia* and *Brachystegia/Julbernardia* formations) and in no way associated with rocks. Largely on the basis of its markedly different ecology compared with the three species of the genus *Calamonastes* Sharpe, 1883 (*C. simplex*, *C. stierlingi* and typespecies *C. fasciolatus*), Fry (1976) has argued in support of placing *subcinnamomea* in the monotypic genus *Euryptila* of Sharpe, 1883, this view followed by Traylor (1986).

Currently the Cinnamon-breasted Warbler is believed to show no geographically related variation, but as long ago as the late 1950s, the late Professor G. Niethammer of the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Koenig, Bonn, in correspondence with the present author, expressed the view that the Naukluft Mtns, Namibia, representation could seemingly be different to the populations of the Cape Province to the south of the Orange River. Probably due to a shortage of material, the matter was taken no further by Niethammer. Study of the material of *E. subcinnamomea* in southern African museum collections, while admittedly limited, confirms his supposition that the Namibian population was probably different to those present to the south of the Orange River. It showed that in direct association with lower rainfall (<120 mm p. a.), the birds occurring in the singularly arid regions of Bushmanland

and the Richtersveld of the lower Orange River system, north to the Naukluft Mtns in Great Namaqualand, Namibia, exhibit a range of characters separating them from those of the more mesic regions of the Cape to the south of the Orange with the rainfall higher (from ca 120—250 mm). In the light of these findings it is desirable to recognise the present warbler as a polytypic species comprising two subspecies.

Euryptila subcinnamomea subcinnamomea (Smith)

Drymoica subcinnamomea A. Smith, Illustr. Zool. South Africa, Aves, 1847, pl. 11, fig. 1 (and text): Kamiesberg, Little Namaqualand, north-western Cape Province.

Mantle and scapulars Saccardo's Umber (Ridgway (1912). Ventrally with the forethroat and breast gorget Smoke Gray, the feather bases dull black, and the mid lower breast-patch saturated Burnt Sienna.

Measurements: Wings of 7 ♂ 52.25—55 (53.5), sd 1.01, tails 55.5—60 (57.4), sd 1.74, wings of 3 ♀ 50.5—51.5 (50.8), sd 0.57, tails 51.5—54.5 (52.6) sd 1.60 mm.

Material examined: 10. (Cape Province: Karoopoort, Koue Bokkeveld; Klaver; 32.2 km N. E. of Garies; Springbok; Okiep, near Springbok; mid-Orange R.; De Aar; Colesberg).

Range: The plateau of the western Cape in the Succulent Karoo from Springbok, south to ca 33° 25' S., and through the Great Karoo to about 25° E. in the region of Colesberg and the Hendrik Verwoerd Dam.

Remarks: The range is more continuous than suggested by map 277 in Hall & Moreau (1970). Two male topotypes from Kamieskroon taken in December had wings of 55 and 55, tails 57—61 mm. British Museum (Nat. Hist.).

Euryptila subcinnamomea petrophila, subsp. nov.

Type: ♂, adult. Dry river gorge N. of Pofadder, Bushmanland, north-western Cape Province. 9 June, 1962. Collected by P. A. Clancey. In the collection of the Durban Natural Science Museum, D. M. Reg. No. 3178.

Differs from nominate *E. subcinnamomea* in ranging both paler and more ochreous or tawny over the upper-parts (mantle and scapulars Brussels Brown, versus Saccardo's Umber). Ventrally, with the gorget (chin to breast) dusty Vinaceous-Buff rather than Smoke Gray, showing little of the basal black to the feathers, this replaced by light reddish brown bleeding up from the mid-venter; lower mid breast-patch close to Amber Brown as against saturated Burnt Sienna in *E. s. subcinnamomea*; belly and flanks paler and more buffish brown. Tail-feathers generally browner, the rectrices sharply tipped with hazel. Ranging slightly longer in tail-length, this most marked in the female.

Measurements: Wings of 8 ♂ 52—56 (53.5), sd 1.28, tails (of 6) 57—61.5 (59.3), sd 1.66, wings of 4 ♀ 50.5—52.5 (52.0), sd 1.00, tails 54—57.5 (56.2), sd 1.55 mm.

Material examined: 12 (Cape Province: Neusabis, Richtersveld; gorge N. of Pofadder; Aughrabies Falls. Namibia: 24 km S. W. of Warmbad; near Narubis, Great Karas Mtns; Barbi, Helmeringhausen; Naukluft Mtns).

Range: The arid lower valley of the Orange River from the Aughrabies Falls west to the Richtersveld, and Great Namaqualand, Namibia, as far north as the Namib-Naukluft Park on the plateau.

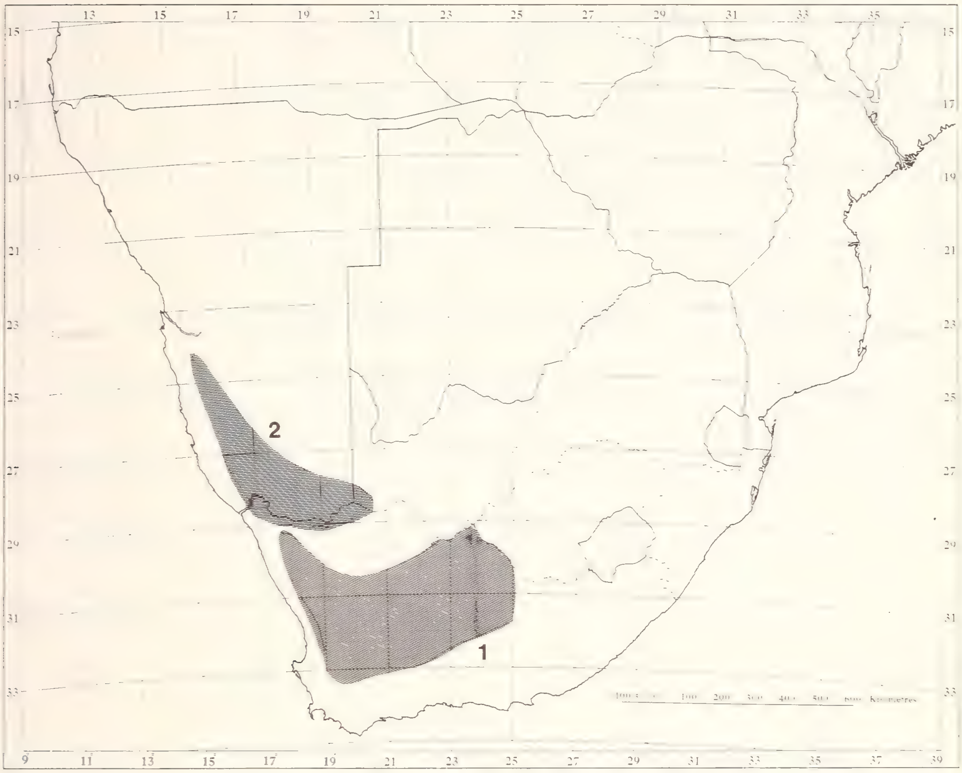


Fig. 1: Sketch-map of the Southern African Subregion showing the established range of the Cinnamon-breasted warbler. 1. *Euryptila subcinnamomea subcinnamomea* (Smith). 2. *Euryptila subcinnamomea petrophila* Clancey.

Measurements of the type: Wing (flattened) 52.5, culmen from skull 17, tail 57 mm.

Etymology: *Petrophila*, Greek, favouring or loving boulders and rock-faces.

Remarks: Hoesch & Niethammer (1940) give the weights of the two specimens from the Naukluft Mtns in Namibia as 10.5 and 12.5 g.

Acknowledgements

For the loan of material I am grateful to the Director of the South African Museum, Cape Town, and the Ornithologist, Transvaal Museum, Pretoria. The material in the Museum Alexander Koenig, Bonn, was examined in 1985.

Zusammenfassung

Der Zimtbrustsänger *Euryptila subcinnamomea* (A. Smith, 1847) ist ein nicht sehr häufiger Endemit des südwestafrikanischen Trockengebietes, der niedriges Buschwerk in felsigem Gelände bewohnt und von Mittel-Namibia südwärts bis zu den Karoo-Landschaften der Kap-Provinz verbreitet ist. Er ist nahe verwandt den drei kleinen Bindensängern der Gattung *Cala-*

monastes (*C. simplex*, *C. stierlingi* und *C. fasciolatus*) und vielleicht nicht generisch von diesen zu sondern. Im Gegensatz zu ihnen schien aber nach bisheriger Annahme beim Zimtbrustsänger keine taxonomisch verwertbare geographische Variation erkennbar zu sein. Eine Untersuchung des in den Museen des südlichen Afrika vorhandenen Materials von *E. subcinnamomea* zeigte aber nun, daß die Art nicht monotypisch ist, sondern entsprechend der Niederschlagshöhe in ihrem Verbreitungsgebiet geographisch variiert, so daß zwei Subspezies, neben der Nominatform die hier neu benannte *E. s. petrophila*, angenommen werden können.

References

Clancey, P. A. (1985): The rare birds of southern Africa: 366—368. — Winchester Press, Johannesburg.

Fry, C. H. (1976): On the systematics of African and Asian tailorbirds (Sylviinae). — Arnoldia (Rhodesia) 8 (6): 1—15.

Hall, B. P. & R. E. Moreau (1950): An atlas of speciation in African passerine birds, map 227, p. 191. — British Museum (Nat. Hist.), London.

Hoesch, W. & G. Niethammer (1940): Die Vogelwelt Deutsch-Südwestafrikas. — J. Orn. 88, Sonderheft: 264—265.

Ridgway, R. (1912): Color standards and color nomenclature. — The Author, Washington, D. C.

Traylor, Jr, M. A. (1986): African Sylviidae in the continuation of Peters' check-list of birds of the world, 11: 195. — Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass.

Dr P. A. Clancey, Durban Natural Science Museum, P. O. Box 4085, Durban 4000, South Africa.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 2	S. 113—120	Bonn, September 1990

Kleine Säugetiere aus römischen Brunnen des Legionslagers Oberaden, Bergkamen

Jochen Niethammer & Hubert Gemmeke

Abstract. Bones of at least 194 specimens of 11 small mammal species were found in the archaeological site Oberaden near Bergkamen in West Germany, a military camp of Roman times. The list includes *Neomys anomalus* which does not occur in that region today. All *Sorex* found are *Sorex araneus*, while *S. coronatus* is absent. The majority were voles (*Arvicola terrestris*, *Microtus agrestis*), no *Microtus oeconomus* were detected. No significant differences in size between the 2000 year old bones and present time specimens of *Talpa europaea*, *Arvicola terrestris*, *Microtus arvalis* and *M. agrestis* were found.

Key words: Small mammals, Archaeology, Oberaden near Bergkamen.

Einleitung

In Brunnen des römischen Legionslagers Oberaden im Stadtgebiet Bergkamen wurden bei archäologischen Grabungen in den Jahren 1962—1982 auch Skelettreste kleiner Säugetiere geborgen. Das Lager entstand in den Jahren 11—9 vor Christus und wurde bald nach 10 vor Christus schon wieder aufgegeben. Vermutlich sind in die mit hölzernen Fässern ausgekleideten Brunnen des Lagers bald nach seiner Aufgabe die kleinen Wirbeltiere hineingefallen. Sie dürften danach knapp 2000 Jahre alt sein (Kühlborn 1981, Gemmeke & Niethammer 1990).

Da die Reste gut datiert sind und kleine Säugetiere in archäologischen Grabungen Mitteleuropas bisher meist nicht gesammelt wurden, möchten wir über die 11 Arten umfassende Fauna berichten. Die Kenntnis derartiger Artenlisten ist von faunengeschichtlicher Bedeutung. Außerdem können innerartlich variable Merkmale zwischen subfossilen und rezenten Populationen vom gleichen Ort verglichen und die Frage geprüft werden, wie weit sich innerhalb von 2000 Jahren Veränderungen ergeben haben.

Material und Methoden

Bei den Knochen handelt es sich überwiegend um Schädelreste, in geringerem Umfang auch um postcraniale Knochen. Da von rezenten Kleinsäugern aus der weiteren Umgebung mit Ausnahme des Maulwurfs fast nur Schädel zur Verfügung stehen, beschränken wir uns beim zeitlichen Vergleich auf diese. Nur beim Maulwurf gehen wir auch auf Humeri und Becken ein. Die nach der Zahl von Schädelelementen festgestellte Mindestzahl ergibt sich aus Tab. 1. Das Material soll im Westfälischen Museum für Archäologie in Münster, Westfalen, Amt für Bodendenkmalpflege, aufbewahrt werden.

Tabelle 1: Die Zahl der in den Brunnen des römischen Legionslagers Oberaden festgestellten kleinen Säugetiere.

Art	Oberkiefer	Unterkiefer	Mindestzahl
Talpa europaea	2	—	4*)
Sorex araneus	22	2	22
Neomys fodiens	1	—	1
Neomys anomalus	10	1	10
Crocidura leucodon	2	—	2
Mustela nivalis	1	—	1
Lepus europaeus	—	1	1
Apodemus sylvaticus	—	2	2
Arvicola terrestris	78	98	78
Microtus arvalis	11	6	11
Microtus agrestis	62	36	62

*) Nach der Zahl der Becken

Ergebnisse

1. Die Arten und ihre Bestimmung

Maulwurf — *Talpa europaea*

Neben den beiden Oberschädeln fanden sich vier Becken und fünf Humeri. Es kann sich nur um *T. europaea* und keine der südeuropäischen Arten handeln. So lassen sich nach dem Becken *T. caeca*, *T. romana* und *T. stankovici* ausschließen, nach der Größe *T. caeca* und *T. occidentalis* und nach der Breite des Rostrums *T. romana* und *T. stankovici*.

Tabelle 2: Skelettmaße von *Talpa europaea* aus Oberaden, verglichen mit solchen von 10 rezenten Exemplaren (♂ und ♀) aus der Umgebung von Bonn (Coll. J. Niethammer). Cbl = Condylobasallänge, Pall = Länge des vorderen Schädels vom Vorderrand des Praemaxillare bis zum Hinterrand des Palatinums, Rbr = Rostrumbreite (Abstand der Außenränder der M^2 bzw. der Kieferknochen an dieser Stelle), C—C = Breite des Rostrums an den oberen Canini; Hl = Humeruslänge, Hb = Diaphysenbreite des Humerus, Pelvisl = Länge des Beckens, Pelvisbr = Breite des Beckens an den Rändern des Acetabulums, Sacrall = Länge des Kreuzbeins.

	Cbl	Pall	Rbr	C—C	Hl	Hb	Pelvisl	Pelvisbr	Sacrall
	Oberaden subfossil, Maße von Einzelstücken								
	—	14,4	8,8	4,5	16,2	4,3	25,7	8,6	20,1
	—	13,4	8,8	4,2	15,0	4,0	23,0	7,5	18,8
	—	—	—	—	15,1	4,0	—	—	20,6
	—	—	—	—	14,3	3,8	—	—	18,6
	—	—	—	—	15,6	4,1	—	—	—
	Rheinland bei Bonn, rezent, n = 10								
Min	32,6	13,5	8,1	4,6	14,6	3,8	25,2	7,6	18,9
Max	35,5	14,6	8,8	5,2	16,6	4,5	30,0	9,3	22,8
$\bar{x}$	34,2	14,1	8,6	4,9	15,8	4,2	27,1	8,6	21,4

Waldspitzmaus — *Sorex araneus*

Soweit sich die zur Unterscheidung von *Sorex araneus* und *S. coronatus* im Rheinland verwendbaren Maße nehmen ließen (Handwerk 1987), deuteten sie auf *S. araneus*: An einem Unterkiefer war die Höhe des Gelenkfortsatzes 1,75, seine untere Breite 1,35 mm, der Quotient 1,30. An 12 Oberschädeln, an denen sich Maxillar- und Postglenoidbreite messen ließen, war die Postglenoidbreite stets größer als die Maxillarbreite.

Tab. 3 vergleicht Schädelmaße der *S. araneus* aus Oberaden mit solchen aus dem Rheinland bei Bonn, die dort zwischen 1950 und 1986 gesammelt worden waren. Die Condylobasallängen stimmen gut überein, die Breitenmaße sind im Durchschnitt um etwa 0,25 mm geringer. Letzteres könnte auf der leichten Korrosion der römerzeitlichen Funde beruhen.

Tabelle 3: Schädelmaße von *Sorex araneus* von Oberaden im Vergleich zu rezenten Exemplaren aus der Umgebung von Bonn. Cbl = Condylobasallänge, Pgl = Postglenoidbreite, Zyg = Maxillarbreite an den Spitzen der Jugalfortsätze.

	Oberaden			rezent bei Bonn		
	Var	$\bar{x}$	n	Var	$\bar{x}$	n
Cbl	18,6 —19,0	18,8	3	18,3—19,7	19,0	56
Pgl	5,20— 5,45	5,34	12	5,2— 6,0	5,58	66
Zyg	5,00— 5,40	5,15	14	5,1— 5,7	5,39	63

Wasser- und Sumpfspitzmaus— *Neomys fodiens* und *N. anomalus*

Die eine *Neomys*-Mandibel gehört aufgrund ihrer geringen Coronidhöhe von 4,2 mm einwandfrei zu *N. anomalus*. Von den 8 Oberschädeln, die sich vermessen ließen, gehören 7 zu *N. anomalus*, einer zu *N. fodiens* (Tab. 4).

Tabelle 4: Schädelmaße von *Neomys* von Oberaden. LM^1 = Länge des 1. oberen Molaren. Abkürzungen sonst s. Tab. 2, 3.

Cbl	Zyg	Pgl	Pall	LM^1
		N. fodiens		
—	6,8	6,4	9,3	1,70
		N. anomalus		
—	5,8	5,6	8,6	1,55
—	—	5,8	9,2	1,50
—	5,8	5,7	9,2	1,55
20,1	5,7	5,6	9,0	1,55
19,8	5,5	5,5	9,0	—
—	6,1	5,9	9,0	1,55
19,8	5,9	5,7	8,8	1,55

Feldspitzmaus — *Crocidura leucodon*
An einem Schädel war ein P^4 vorhanden, der die für *C. leucodon* charakteristische buccale Verschiebung des Protoconus erkennen läßt. Die Konturen der Maxillaria in Dorsalansicht entsprechen denen von *C. leucodon.*

Mauswiesel — *Mustela nivalis*

Bei den Wieselresten handelt es sich um eine Schädelkapsel und einen offensichtlich dazu gehörigen Oberkiefer mit P^4 und M^1, die beide aus demselben Brunnen stammen. Die Schädelkapselbreite beträgt 14,6 mm, die Höhe ohne Bullae 12,6 mm mit Bullae 14,6 mm, die Postorbitalbreite 8,8 mm, die Länge der Bullae etwa 12 mm. Die Werte liegen im oberen Bereich von Maßen rezenter mitteleuropäischer *Mustela nivalis.*

Feldhase — *Lepus europaeus*

Die Vorderhälfte einer rechten Mandibel liegt vor mit P_3, P_4 und der Vorderhälfte von M_1. Die Länge der unteren Backenzahnreihe an den Alveolen beträgt nur etwa 16 mm, die Diastemalänge 14,5 mm. Doch handelt es sich offensichtlich um ein jüngeres Exemplar. Für *Lepus* spricht vor allem das relativ weit, knapp 5 mm vor dem P_3 gelegene Foramen mentale. Die Oberfläche des P_3 entspricht der von *L. europaeus* (Palacios & Lopez 1980).

Waldmaus — *Apodemus sylvaticus*

Nur eine der drei Mandibeln enthält noch die Molaren. Die Länge der Molarenreihe an den Kronen spricht mit 3,85 mm für *A. sylvaticus* und gegen *A. flavicollis.* Die beiden anderen Mandibeln sind nicht größer.

Schermaus — *Arvicola terrestris*

Die Schermäuse von Oberaden dürften mit rezenten Schermäusen aus dem gleichen Gebiet übereinstimmen. Herr Stephan Arndt hat die Schädel vermessen und ein Streudiagramm für die Länge von Diastema und Molarenreihe (an der Kaufläche gemessen) gezeichnet. Danach nimmt die Diastemalänge bei oberen Zahnreihenlängen über 8,3 mm nicht mehr zu. Diese Gruppe kann als adult angesehen werden. Ihre Maße (Tab. 5) fügen sich gut in die Größenverteilung rezenter Schermäuse aus Mitteleuropa ein, wie für die Mittelwerte von Condylobasallängen aus Reichstein (1982) gezeigt sei: Dänemark 38,4, Norddeutschland 37,0, Belgien 35,1, deutsche Mittelgebirge 35,0, Schweiz und Westfrankreich 33,6 mm.

Feldmaus— *Microtus arvalis*

Die Feldmäuse aus Oberaden sind ebenso groß wie rezente Feldmäuse aus dem Rheinland (Tab. 6). Sieben der Schädel enthielten noch dritte Molaren, die alle dem Normaltyp, also in keinem Falle der simplex-Form entsprachen. Heute dürften etwa 20—30 % der Tiere von Oberaden zum simplex-Typ gehören, wenn man Karte 36 bei Schröpfer & Hildenhagen (1984) für Westfalen zugrunde legt.

Tabelle 5: Maße an Oberschädeln der Schermäuse von Oberaden, deren obere Zahnreihenlänge über 8,3 mm betrug.

Maß	Var	$\bar{x}$	n
Condylobasallänge	34,8—37,1	35,6	7
Zygomatikbreite	20,0—22,7	21,5	12
Occipitalbreite	15,5—16,5	16,0	9
Interorbitalbreite	4,2— 5,0	4,6	16
Diastemalänge	10,3—12,8	11,6	16
Länge Foramen incisivum	4,8— 6,8	5,8	16
Obere Molarenreihe (Kaufläche)	8,4— 9,2	8,7	16

Bei den rezenten Feldmäusen wurden Tiere mit Condylobasallängen unter 22,0 mm als zu jung ausgeschlossen, von Oberaden wurden alle Werte übernommen. Die Unterschiede in der Diastemalänge und Länge der Foramina incisiva dürften auf einem höheren Durchschnittsalter der rezenten Feldmäuse beruhen.

Tabelle 6: Maße an Oberschädeln von Feldmäusen.

	Oberaden			Rheinland rezent		
	Var	$\bar{x}$	n	Var	$\bar{x}$	n
Diastemalänge	5,8—7,2	6,3	11	6,4—7,9	7,1	15
Obere Zahnreihe	4,9—5,5	5,3	7	5,1—5,7	5,4	15
Länge For. inc.	3,7—5,0	4,1	11	4,2—5,4	4,6	15
Interorbitalbreite	3,1—3,6	3,4	10	2,9—3,7	3,3	14

Erdmaus — *Microtus agrestis*

Zur Beurteilung der Größe der Erdmäuse mag die Länge der oberen Molarenreihe genügen. Ihre Verteilung ergibt sich aus Tab. 7. Bei 20 Erdmäusen aus der Schweiz ist der Höchstwert der oZr 6,7 mm, dies in guter Übereinstimmung mit der vorliegenden Serie.

Tabelle 7: Verteilung der Länge der oberen Molarenreihen (oZr) bei *Microtus agrestis* von Oberaden.

Länge mm	5,3	5,4	5,5	5,6	5,7	5,8	5,9	6,0	6,1	6,2	6,3	6,4	6,5	6,6	6,7	6,8	gesamt
Anzahl	1	1	2	0	4	4	5	6	6	3	2	5	0	0	0	1	40

2. Faunistische Besonderheiten

Die 11 Arten umfassende Liste kleiner Säugetiere von Oberaden gibt sicherlich nur einen Teil des damals tatsächlich existierenden Spektrums wieder. Die Häufigkeit der

Erdmaus und das Auftreten von Wasser- und Sumpfspitzmaus stehen in Einklang mit archäologischen Befunden, wonach es sich um einen recht feuchten bis sumpfigen Untergrund gehandelt hat. Feldspitzmaus und Feldmaus sind dagegen trockeneren Standorten zuzuordnen. Reine Waldbewohner (Siebenschläfer, Haselmaus, Rötelmaus, Gelbhalsmaus) fehlen.

Zwei Arten der Liste dürften rezent nicht mehr in unmittelbarer Nähe der Fundstelle vorkommen: Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus*) und Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon*). *Neomys anomalus* war im Frühmittelalter nach Norden noch bis Schleswig-Holstein verbreitet und ist dann offenbar nördlich der Mittelgebirge ausgestorben (Pieper & Reichstein 1982, Heinrich 1989). Der Oberaden nächstgelegene rezente Fundort ist Gilsbach im Kreis Siegen im südlichsten Westfalen in einer Entfernung von etwa 100 km (Hutterer 1982). Die Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon*) dürfte erst in den letzten Jahrzehnten aus dem Gebiet von Oberaden verschwunden sein (Niethammer 1979). Zur Verbreitung in Westfalen s. Vierhaus (1984).

Bemerkenswert ist das Vorkommen von Feldmaus und Feldspitzmaus auch deshalb, weil beide Arten heute zwar nicht synanthrop sind, aber doch nur in enger Bindung an landwirtschaftlich genutzte Flächen und deren Ränder in Mitteleuropa existieren können. Schließlich sind die folgenden negativen Befunde hervorzuheben:

Die Sumpfmaus (*Microtus oeconomus*) kam nicht mehr vor. Ihr allmähliches Verschwinden aus Westdeutschland im Holozän ist gut belegt (Tast 1982).

Die Schabrackenspitzmaus (*Sorex coronatus*) war nicht nachzuweisen. Heute ist sie im westlichen Westfalen häufig und am Niederrhein meist häufiger als die sehr ähnliche *Sorex araneus*. Zwei Folgerungen bieten sich an: Schabrackenspitzmäuse fehlen deshalb, weil sie noch nicht im Gebiet von Oberaden vorkamen. Da aber im gleichen Gebiet in Sümpfen *S. araneus* gegenüber *S. coronatus* häufiger ist als in trockeneren Bereichen (Hutterer mdl.), könnte das Fehlen von *S. coronatus* auch auf dem Vorherrschen sumpfiger Habitate beruhen.

Das Fehlen der Hausspitzmaus könnte ebenfalls darauf hinweisen, daß sich diese Art erst später von Südwesten her nach Westfalen ausgebreitet hat und dabei möglicherweise auch die Feldspitzmaus verdrängte. Die Indizien hierfür — zwei Individuen von *C. leucodon* — sind allerdings nur schwach.

Zum Vergleich mit der Fauna von Oberaden können Reste wahrscheinlich aus dem 1. Jahrhundert nach Christus aus der römischen Colonia Ulpia Traiana bei Xanten am Niederrhein mit vier Arten herangezogen werden (Müller 1989): Maulwurf (*Talpa europaea*), Feldhase (*Lepus europaeus*), Gartenschläfer (*Eliomys quercinus*) und Hausmaus (*Mus musculus*). Hervorzuheben ist, daß Gartenschläfer heute nicht mehr so weit nördlich vorkommen und daß Hausmäuse vermutlich schon zur Römerzeit eingeschleppt worden waren. Sie tauchen allerdings in dem ja nur kurze Zeit bestehenden Legionslager Oberaden nicht auf.

3. Morphologischer Vergleich mit rezenten Artangehörigen

Einige der in Oberaden gefundenen Arten zeigen rezent eine deutliche geographische Variabilität, die sich auch in Schädelmaßen äußert oder das Gebiß betrifft. In solchen Fällen kann ein Vergleich zwischen den holozänen und den rezenten Artangehörigen im gleichen Gebiet darüber Aufschluß geben, ob bestimmte Merkmalsausprägungen durch Veränderungen am Ort erreicht wurden oder schon bei der ersten Besiedlung so vorhanden waren. Diese Frage kann für Maulwurf, Schermaus, Erdmaus und Feldmaus nachgeprüft werden.

a) Maulwurf: In Mitteleuropa sind Maulwürfe aus den Gebirgen deutlich kleiner als solche aus dem Tiefland. Dies ist nach Stein (1959) mit der Ergiebigkeit des Habitats zu erklären. Auf der anderen Seite waren spätpleistozäne Maulwürfe etwas größer als rezente (Boecker et al. 1972). Die wenigen Maße von Oberadener Tieren deuten auf eine vielleicht etwas geringere Größe als bei heutigen Maulwürfen hin.

b) Schermaus: *Arvicola terrestris* wird in Mitteleuropa von Norden nach Süden kleiner. Die Maße für Oberaden deuten darauf hin, daß hier die Größe in den letzten Jahren unverändert blieb und das geographische Gefälle in der Größe rezenter Schermäuse bereits damals etabliert war.

c) Feldmaus: An den Rändern des heutigen Verbreitungsgebietes (Spanien, Kanalinseln, Orkney-Inseln) existieren besonders großwüchsige Populationen. Eine frühere Deutung besagt, diese Randformen seien Überbleibsel von Feldmäusen, die später durch kleinere Formen verdrängt worden seien. Für eine derartige Vorstellung gibt es allerdings bisher keine Belege aus Fossilmaterial. Auch die Reste aus Oberaden, die auf gleiche Größe wie heute hinweisen, stützen die Vorstellung nicht.

Die Anteile der simplex-Variante der 3. oberen Molaren nehmen bei der Feldmaus in Mitteleuropa von Süden nach Norden zu. An den Nordrändern der Mittelgebirge betragen sie etwa 10 %, in Norddeutschland bis zu 90 % (Zimmermann 1935). Heute dürfte der Anteil für Oberaden bei 20—30 % liegen. Die wenigen römerzeitlichen Schädel von Oberaden, die alle das Normalmuster zeigen, deuten darauf hin, daß die simplex-Anteile dort früher eher geringer waren als heute. Allerdings ist das Material für eine zuverlässige Klärung viel zu gering.

d) Erdmaus: Wie bei der Feldmaus existieren auch bei der Erdmaus Randpopulationen z. B. in der Camargue, die größer sind als die rezenten mitteleuropäischen. Auch bei der Erdmaus sprechen aber die Maße (hier Länge der oberen Molarenreihen) gegen eine Größenänderung in den vergangenen 2000 Jahren.

Danksagung

Für die Vermittlung des Materials danken wir Herrn Dr. J.-S. Kühlborn, Westfälisches Museum für Archäologie in Münster, für Hilfe beim Vermessen der *Arvicola*-Schädel Herrn stud. biol. S. Arndt.

Zusammenfassung

In Brunnen des römischen Legionslagers Oberaden im Kreis Bergkamen an der Lippe wurden Reste von mindestens 194 kleinen Säugetieren in 11 Arten gefunden (Tab. 1). Hervorzuheben ist das Vorkommen von *Neomys anomalus* und das Fehlen von *Microtus oeconomus* und *Sorex coronatus*. Signifikante Unterschiede gegenüber den heute im gleichen Gebiet lebenden Populationen von *Talpa europaea*, *Arvicola terrestris*, *Microtus arvalis* und *M. agrestis* wurden nicht gefunden.

Literatur

Boecker, M., E. von Lehmann & H. Remy (1972): Über eine Wirbeltierfauna aus den jüngsten würmzeitlichen Ablagerungen am Michelberg bei Ochtendung/Neuwieder Becken. — Decheniana 124: 119—124.

Gemmeke, H. & J. Niethammer (1990): Kleine Wirbeltiere aus römischen Brunnen des Legionslagers in Oberaden. In: Kühlborn, J.-S., & S. v. Schnurbein (eds.): Die Ausgrabungen im römischen Legionslager von Oberaden (1962—1982). — Bodenaltertümer Westfalens, im Druck.

Handwerk, J. (1987): Neue Daten zur Morphologie, Verbreitung und Ökologie der Spitzmäuse *Sorex araneus* und *S. coronatus* im Rheinland. — Bonn. zool. Beitr. 38: 273—297.

Heinrich, D. (1989): Ein weiterer subfossiler Fund der Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus* Cabrera, 1907) in Norddeutschland. — Z. Säugetierk. 54: 261—264.

Hutterer, R. (1982): Die Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus*) in Nordrhein-Westfalen. — Natur Heimat 42: 51—54.

Kühlborn, J. S. (1981): 75 Jahre archäologische Untersuchungen im römischen Legionslager Oberaden. — Boreas 4: 216—222.

Müller, E. Ch. (1989): Tierknochenfunde auf dem Gelände einer Herberge in der Colonia Ulpia Traiana bei Xanten am Niederrhein. I. Nichtwiederkäuer. — Dissertation Universität München.

Niethammer, J. (1979): Arealveränderungen bei Arten der Spitzmausgattung *Crocidura* in der Bundesrepublik Deutschland. — Säugetierk. Mitt. 27: 132—144.

— & F. Krapp (1982): *Microtus arvalis* — Feldmaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp eds.): Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 2/I, Nagetiere II: 284—318. Wiesbaden.

Palacios, F. & N. López (1980): Morfología dentaria de las liebres europeas (Lagomorpha, Leporidae). — Doñana, Acta Vertebrata 7: 61—81.

Pieper, H. & H. Reichstein (1980): Zum frühgeschichtlichen Vorkommen der Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus* Cabrera, 1907) in Schleswig-Holstein. — Z. Säugetierk. 45: 65—73.

Reichstein, H. (1982): *Arvicola terrestris* — Ostschermaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 2/I, Nagetiere II: 217—252. Wiesbaden.

Schröpfer, R. & U. Hildenhagen (1984): Feldmaus — *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). — In: Schröpfer, R., R. Feldmann & H. Vierhaus (eds.): Die Säugetiere Westfalens S. 204—215. Münster.

Stein, G. H. W. (1959): Ökotypen beim Maulwurf, *Talpa europaea* L. (Mammalia). — Mitt. zool. Mus. Berlin 35: 3—43.

Tast, J. (1982): *Microtus oeconomus* — Nordische Wühlmaus, Sumpfmaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 2/I, Nagetiere II: 374—396.

Vierhaus, H. (1984): Feldspitzmaus — *Crocidura leucodon* (Hermann, 1780). — In: Schröpfer, R., R. Feldmann & H. Vierhaus (eds.): Die Säugetiere Westfalens S. 74—80. Münster.

Zimmermann, K. (1935): Zur Rassenanalyse der mitteleuropäischen Feldmäuse. — Arch. Naturgesch. (N. F.) 4: 258—273.

Prof. Dr. Jochen Niethammer, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, 5300 Bonn. — Dr. Hubert Gemmeke, Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Institut für Nematologie und Wirbeltierkunde, Toppheideweg 88, 4400 Münster.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 2	S. 121—139	Bonn, September 1990

Geographic Variation in *Microtus nivalis* (Martins, 1842) from Austria and Yugoslavia

Boris Kryštufek

Abstract. 387 snow voles from Austria and Yugoslavia, assignated to 13 geographic samples were examined. The analyses of colour, enamel tooth pattern, external, and skull dimensions showed that not even two geographic samples are identical. The interorbital constriction and the braincase height clinally increase in the northwest—southeast direction. The geographic samples from Macedonia, Galičica mountain in particular, are the most distinct from all the others. The subspecies category is considered inadequate for describing the complex geographic variations found in the snow vole populations in Austria and Yugoslavia.

Key words. Mammalia, Arvicolidae, *Microtus nivalis*, Austria, Yugoslavia, variability, taxonomy.

Introduction

The snow vole populates mainly mountainous regions in the south of Europe, from the Pyrenees to the Balkans, Asia Minor, the Caucasus and Lebanon as far east as Iran (Corbet 1978; Krapp 1982). Its distribution is discontinuous and of a relic character. The upper Pleistocene distribution of snow voles was larger than the present one (Terzea 1972). Due to the reduction of the distribution area to mainly treeless islands with cavernicolous conditions at the end of the Pleistocene, one could expect single populations to have been isolated for approximately 10,000 years. Consequently, a considerable number of subspecies is recognized. Ellerman & Morrison-Scott (1966) listed 16 subspecies while Krapp (1982) recognized 12 in Europe. Kratochvil (1981) added six "natios" to this number. Comprehensive approaches towards the description of variability and classification on a larger geographic scale are rare. One of the first attempts is that of Spitzenberger (1971) but the most recent, as well as the most comprehensive one, is that of Kratochvil (1981).

No revision has been published recently of the actual subspecific status of snow vole populations from the southeastern Alps and Dinaric Alps. Austrian snow voles were thought to represent nominate subspecies (Wettstein-Westerheimb 1955) while three forms were reported in Yugoslavia by Djulić & Mirić (1967): *M. n. wagneri*, *M. n. malyi* and *M. n. ulpius*. The first two were described on the basis of the Yugoslav material.

The aim of the present study is to describe the geographic variability in 13 snow vole populations from the Austrian Alps and Yugoslavia, and to evaluate the validity of subspecies recognized by the previous authors.

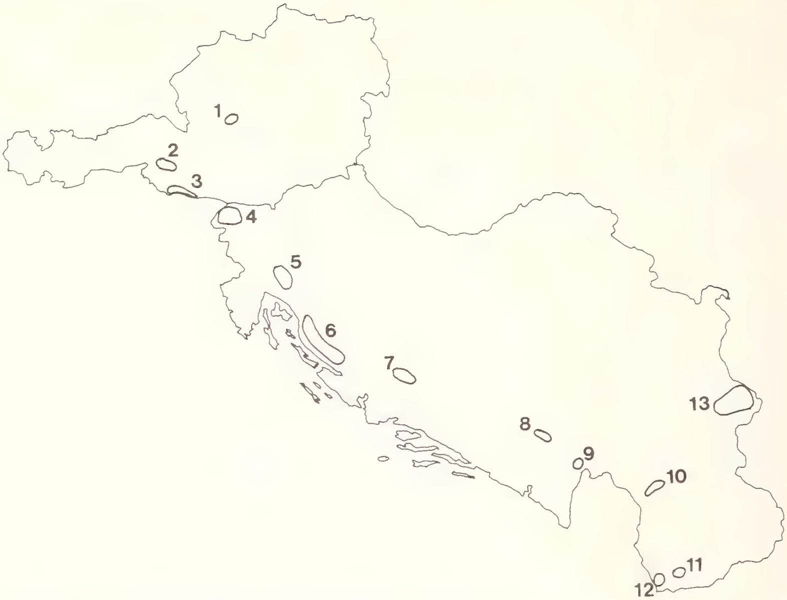


Fig. 1: Outline of Austria and Yugoslavia showing the position and designated number of each geographic sample.

Material and Methods

387 speciemens of snow voles (381 skulls, 222 skins and 5 spirit specimens) from Austria and Yugoslavia were examined. The material is deposited in the collections of the Naturhistorisches Museum Wien (140 specimens), Slovene Museum of Natural History (130 specimens), and the collection of B. Petrov (117 specimens). According to the criteria of Kratochvil (1981), 195 specimens were adult. In addition the type of *M. nivalis malyi* (Zemaljski muzej Bosne i Hercegovine, Sarajevo) and one young topotype of this subspecies (Naturhistorisches Museum Wien) were examined.

The specimens were assigned to 13 geographic samples (Fig. 1) for analysis of morphometric variations within and among populations. Sample areas were kept as small as possible and selected so as to represent an integral geographic area. In no instance did a sample area cross any previously recognized taxonomic boundary. The total sample size of examined specimens is indicated in parentheses, it is followed by the number of adults. Sample 1 — Tauplitzalm; alt. 1550—1880 m (53/21). Sample 2 — Hohe Tauern; specific localities: Grossglockner, Pflüglhof, Franz Josefshaus, Innerkrems, Innerfragant; alt. 1700—2360 m (42/18). Sample 3 — Karnische Alps; localities: Obere Bischof-Alm, Volayerbachtal, Nassfeld, Schlanitzen; alt. 706—1573 m (45/13). Sample 4 — Julian Alps; localities: Mangart, Kanin, Polovnik, Krnsko jezero, Kredarica, Krma, Vršič, Planica; alt. 440—2450 m (56/36). Sample 5 — Northwest Dinaric Alps; localities: Snežnik, Cerkniško jezero, Hrvatski Snježnik, Risnjak; alt. 550—1700 m (32/17). Sample 6 — Velebit Mts.; localities: Zavižan, Alan, Štirovača, Prezid; alt. 800—1500 m (30/17). Sample 7 — Bosnia; localities: Cincar, Šator; alt. 1300—1700 m (16/7). Sample 8 — Durmitor; localities: Valovito jezero, Crepuljna poljana; alt. 1700 m (20/15). Sample 9 — Komovi mountain, Štavna; alt. 1750 m (20/12). Sample 10 — Šar planina mountains; localities: Popova Šapka, Titov vrh, Stojkova kuća; alt. 1900—2750 m (33/10). Sample 11 — Pelister mountain; localities: Kopanke, Golemo Ezero; alt. 1750—2250 m (9/8). Sample 12 — Galičica, alt. 1600 m (5/4). Sample 13 — East Serbia; localities: Stara planina, Suva planina Basara; alt. 1200—1900 m (27/17).

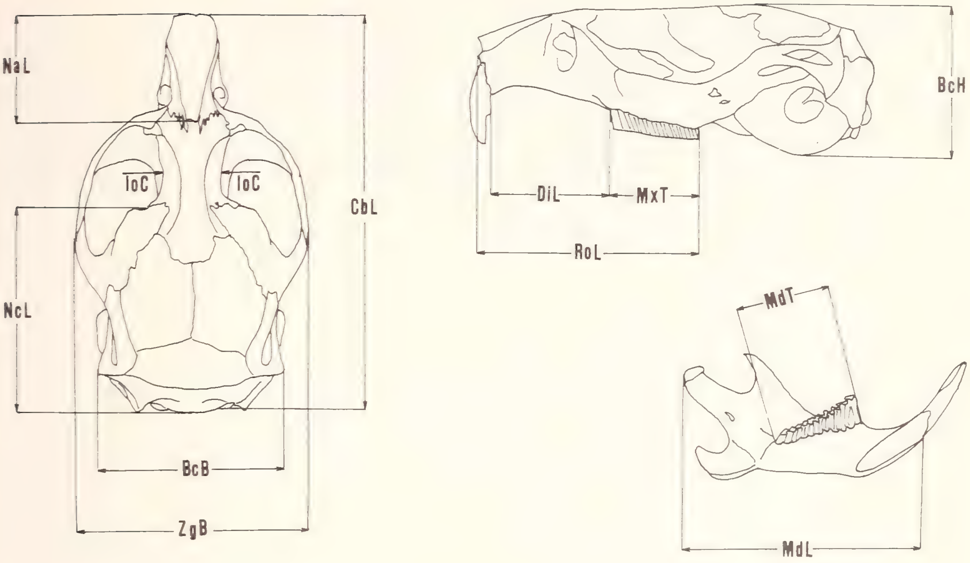


Fig. 2: Snow vole skull and mandible illustrating the parameters that were measured. See text for abbreviations.

Snow vole samples from three large mountain systems were thus analyzed, namely from the Alps (samples 1 to 4), Dinaric Alps (samples 5 to 12), and Balkan Mountains (sample 13).

Geographic variation in the colour of pelage was analysed in adults only. The terms used to describe the colour were those given by Munsell (1975). Besides adults, subadults and young specimens with developed enamel tooth pattern were also included in the analyses of molar patterns. The nomenclature by Hibbard (1950; according to Van der Meulen 1973) was adopted in the descriptions of tooth structure. The abbreviations are as follows: T — triangle, AC — anterior cup, PC — posterior cup, BSA — buccal salient angle, LSA — lingual salient angle, BRA — buccal re-entrant angle, LRA — lingual re-entrant angle. With respect to their morphology teeth were divided into groups referred to as morphotypes. Each recognized morphotype is illustrated.

External measurements were recorded from specimen labels. Their abbreviations and symbols are as follows: HB — head and body length, TL — tail length, HF — hind foot length, and E — ear length.

Twelve linear measurements were taken on each of the adult skulls using a vernier caliper with an accuracy to the nearest 0.1 mm (Fig. 2). The abbreviations used are: CbL — condylobasal length, RoL — rostrum length, NcL — length of neurocranium, NaL — nasal length, MxT — maxillary toothrow length, DiL — diastema length, MdL — mandible length, MdT — mandibular tooth row length, ZgB — zygomatic breadth, BcB — braincase breadth, IoC — interorbital constriction, BcH — braincase height per bullae.

Two quotient indices used by previous authors to distinguish subspecies of *M. nivalis* were calculated: TL x 100 : HB = IND 1, and ZgB x 100 : CbL = IND 2.

Variations in mensural characters among geographic samples were analyzed using standard and multivariate analyses. Standard statistical tests (mean and standard deviation) were applied in all comparisons involving a single quantitative character. The differences among 13 geographic samples were investigated using one-way analysis of variance. Only adults were used in the above statistical comparisons. To estimate how near one geographic sample was to another on the basis of morphotype frequencies of molars, a method using vector algebra proposed by Cavalli-Sforza & Edwards (1967; according to Batschelet 1975) was applied.

For comparisons among geographic samples involving variations in a number of quantitative characters simultaneously, I used a principal component analysis (PCA), as described by Nie et al. (1975). Only skull measurements of adult specimens were used in the present PCA.

Cluster analyses were conducted with an unweighed pair-group method using arithmetical averages (UPGMA) on the correlation matrix.

Results

Colour

Snow voles from the Alps (samples 1, 2, 3, 4) and NW Dinaric Alps (samples 5, 6) were brown/dark brown 7.5 YR 4/2 to dark brown 7.5 YR 3/2 or grayish brown 10 YR 4/2. Towards the south-east the snow voles became paler. Bosnian animals (sample 7) were similar to the Alpine ones but were slightly paler. Durmitor snow voles (sample 8) were grayish brown 10 YR 5/2 to pale brown 10 YR 6/3. Snow voles from Komovi (sample 9) were the palest, being pale brown 10 YR 6/3 to grayish brown 10 YR 5/2. Specimens from the Šar platina mountains (sample 10) approached dark yellowish brown 10 YR 4/4. Animals from geographic samples 11 and 12 were grayish brown 10 YR 5/2 but slightly darker than those from Komovi. East Serbian snow voles (sample 13) were brown/dark brown 7.5 YR 4/2 or 7.5 YR 4/4.

The belly was light gray/gray 10 YR 6/1 in darker populations, from the Alps as far as Bosnia and Durmitor, and light gray 10 YR 7/1 or 10 YR 7/2 in paler ones. Snow voles from east Serbia (sample 13) had a light gray/gray 10 YR 6/1 to very pale brown 10 YR 7/3 belly.

The tail was indistinctly bicoloured to uniform. It was usually paler in pale populations. The colour of the upper side varied, being light gray 10 YR 8/1, pinkish gray 7.5 YR 7/2 to very pale brown 10 YR 7/3. The feet were light gray 10 YR 8/1.

In general, the snow voles from the Alps and northwestern Dinaric Alps were darker with distinct dark brown tones. Dinaric populations, starting from sample 8 in the northwest, were paler with prevailing grayish tones. This trend was best expressed in geographic sample 9 where in their colour some extreme specimens resembled *Apodemus mystacinus*. East Serbian snow voles (sample 13) approached the Alpine ones but were slightly paler with some reddish tones.

Dentition

First upper molar (M^1)

The first upper molar was most variable in its posterior end. The base of T4 could be short and broad (Fig. 3a) but was usually long and narrow (Fig. 3b); one quarter of the specimens examined had small enamel evaginations on the lingual side (Fig. 3c, d). Such complexities were not recorded in geographic samples 5, 8, 11, and 12. In sample 9 this evagination was sometimes enlarged into an additional triangle T5 which was broadly confluent with T4 (Fig. 3e). A well developed T5 was found in 4 out of 17 snow voles from sample 9. Due to these intricacies, specimens from geographic sample 9 had the relatively longest posterior part of M^1.

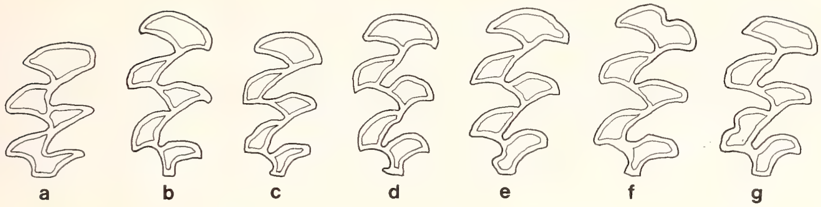


Fig. 3: Morphological variability of M^1 in *Microtus nivalis* from Austria and Yugoslavia.

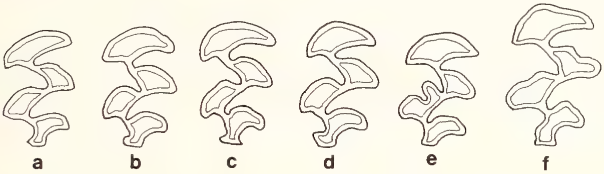


Fig. 4: Morphological variability of M^2 in *Microtus nivalis* from Austria and Yugoslavia.

A deep anteromedial groove in the anterior loop (Fig. 3f) was found in one specimen from Pelister (sample 11). A shallower sulcus was also recorded in one specimen from Snežnik (sample 5) and one from Tauplitzalm (sample 1).

In one snow vole from Tauplitzalm (sample 1) a groove was found on T3 (Fig. 3g), corresponding to the radnensis morphotype of M^2. It is worth mentioning that M^2 in this specimen was in fact of the radnensis type. A shallower groove was also observed in two specimens from geographic sample 9 and one from sample 11.

Second upper molar (M^2)

Intricacies similar to those on M^1 were observed also on the posterior part of M^2. Minor lingual evaginations of enamel at the base of T4 were observed in all examined geographic samples (Fig. 4a, b, c). A well developed additional triangle T5, always broadly confluent with T4 (Fig. 4d), was found in 7.3 % of the snow voles. It was most frequent in geographic sample 9 where it was established in 7 out of 17 specimens (41 %). T5 was not found in snow voles from samples 1, 5, 8, 11, and 12.

The radnensis morphotype (Fig. 4e) was rare, occurring in 5 snow voles (1.7 %) from samples 1, 2, 3, and 5. With the exception of one specimen from Snežnik (sample 5) the radnensis morphotype was absent in all the other Dinaric populations. Two snow voles with a shallow groove on T3 surprisingly were found again in eastern Serbia (13). One of them had a shallow groove on T2 as well (Fig. 4f).

Third upper molar (M^3)

Simplex (Fig. 5a, b) and typica (Fig. 5c, d) were the predominant morphotypes of M^3. In both can the dentine field of T4 be isolated (Fig. 5a, c) or connected with the posterior cap (Fig. 5b, d). The simplex morphotype was found in 58.1 % of voles examined (n = 284), with frequencies ranging between 20 % (geographic sample 6)

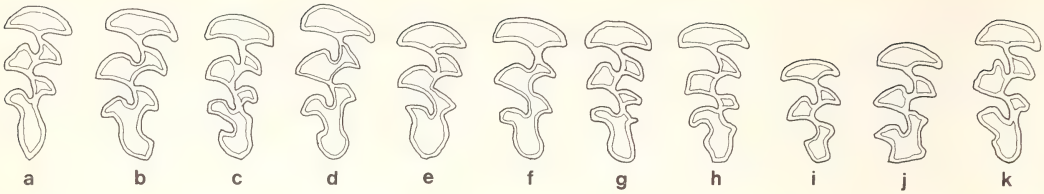


Fig. 5: Morphological variability of M³ in *Microtus nivalis* from Austria and Yugoslavia.

Table 1: Frequency of occurrence of simplex morphotype (M³) in 13 geographic samples of *M. nivalis* from Austria and Yugoslavia. Identifying numbers refer to sample areas (Fig. 1).

Sample	N	% simplex
1	30	83.3
2	25	84.0
3	26	34.6
4	53	50.9
5	22	50.0
6	25	20.0
7	12	58.3
8	19	68.4
9	17	47.1
10	20	75.0
11	8	100.0
12	5	100.0
13	22	95.5

and 100 % (samples 11 and 12). It also predominated in samples 1 and 2. Typica was common in Alpine samples (3 and 4) and the northwestern Dinaric Alps (sample 5 in particular). Towards the south the simplex morphotype again gradually began to prevail, attaining a frequency of 100 % in southern Macedonia; it was also the dominant one in eastern Serbia (sample 13) as well (Table 1).

M³ with BSAS (duplicata morphotype) was found in 9 snow voles (3.2 %) from samples 1, 3, 4, 5, 6, 7, and 9 (Fig. 5g, h).

The dental field of T4 was isolated in 76.8 % of cases. Occasionally it was connected with T3 (Fig. 5e) and through it even with T2 (Fig. 5f). A strong tendency towards the reduction of PC (Fig. 5i) was recorded in Macedonian samples (especially 12) and eastern Serbia (sample 13).

One specimen from the Karnische Alps (sample 3) showed a reduction of PC which is obviously abnormal for the species (Fig. 5j).

A groove on T3 (Fig. 5k) corresponding to the radnensis morphotype on M² was found in two snow voles from geographic sample 4.

First lower molar (M_1)

Four morphotypes could be distinguished in the structure of the anteroconid (Nadachowski 1984):

1. Gud morphotype. — BRA4 and BSA4 developed, T5 and AC confluent (Fig. 6a).

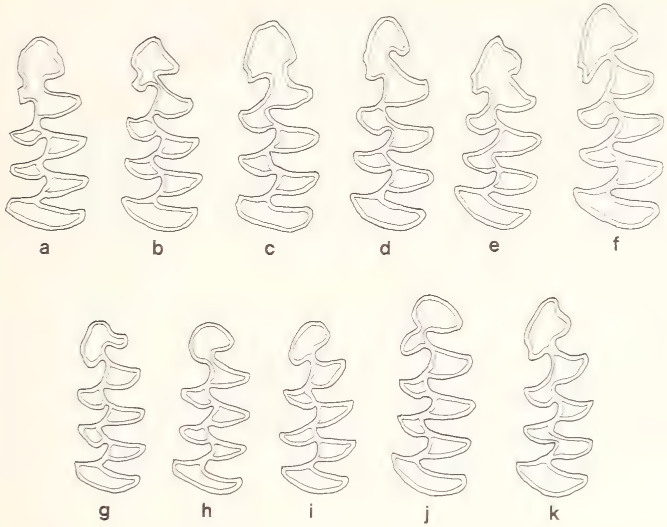


Fig. 6: Morphological variability of M_1 in *Microtus nivalis* from Austria and Yugoslavia.

Table 2: Frequency of occurrence (in %) of M_1 morphotypes in 13 geographic samples of *M. nivalis* from Austria and Yugoslavia. Identifying numbers refer to sample areas (Fig. 1.).

Sample	N	% gud	% advanced nivalid	% nivalid-ratticepid	% nivalid
1	31	0.0	3.2	64.5	32.3
2	25	0.0	4.0	28.0	68.0
3	27	3.7	0.0	33.3	63.0
4	53	3.8	7.5	17.0	71.0
5	26	3.8	15.4	15.4	65.4
6	26	3.8	0.0	23.1	73.1
7	12	0.0	8.3	0.0	91.7
8	18	22.2	11.1	44.4	22.2
9	17	5.9	5.9	17.6	70.6
10	19	0.0	0.0	31.6	68.4
11	8	0.0	0.0	25.0	75.0
12	5	0.0	0.0	40.0	60.0
13	24	0.0	16.6	16.6	66.8

This rare morphotype was present with a frequency of 3.4 % (10 specimens).

2. Advanced nivalid morphotype with retained BRA4. — Similar to gud but BRA3 deep enough to separate T5 from T6 (Fig. 6b). A rare morphotype found in 18 specimens (6.2 %).
3. Nivalid-ratticeps morphotype. — BRA4 not developed, dentine fields of T5 and T6 confluent (Fig. 6c, d, e). Present with a frequency of 27.5 % (80 specimens).
4. Typical nivalid morphotype. — T5 and T6 separated, no BRA4 (Fig. 6f, g). The most common morphotype with a frequency of 62.9 % (193 specimens).

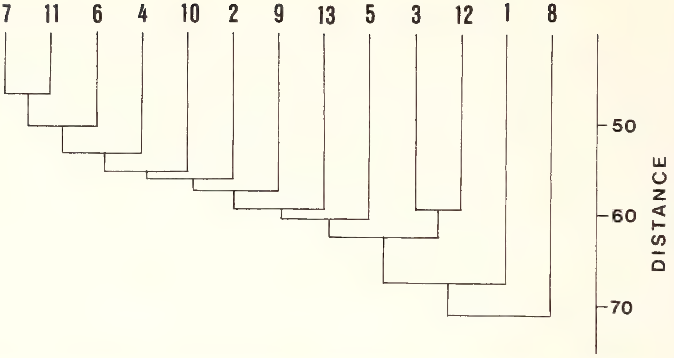


Fig. 7: Distance phenogram of *Microtus nivalis* samples produced by UPGMA clustering and based on the morphotype frequencies of the first lower molar. Identifying numbers refer to sample areas (Fig. 1).

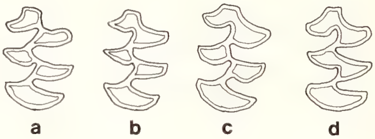


Fig. 8: Morphological variability of M_2 in *Microtus nivalis* from Austria and Yugoslavia.

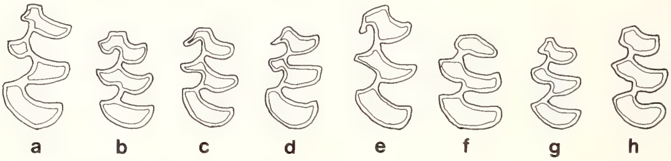


Fig. 9: Morphological variability of M_3 in *Microtus nivalis* from Austria and Yugoslavia.

The frequency of morphotypes in different geographic samples is shown in table 2. The ratticepid morphotype was not found in our material, although there were tendencies towards the reduction of BSA4 (Fig. 6h). With the exception of geographic samples 1 and 8 the nivalid morphotype was the most frequent. Populations from Macedonia (samples 10, 11, 12) obviously did not develop BRA4 at all. Sample 12 had a frequently simplified oval shaped AC (Fig. 6i). In all Bosnian specimens (sample 7) T5 and T6 were always separated.

The distance phenogram (the coefficient of cophenetic correlation was 0.891) based on the frequencies of these four morphotypes did not cluster samples on a geographic basis (Fig. 7), thus showing a chaining hierarchy. Considerable distances were found among geographic samples without any clear relations.

The following atypical morphotypes of M_1 with low frequencies are worth mentioning: deep BRA4 which nearly isolated T6 from AC (Fig. 6j), confluent dental fields of T4 and T5 (Fig. 6e), T1 and T2 (Fig. 6k), T3 and T4 (Fig. 6d).

Second lower molar (M_2)

Dental fields of T3 and T4 were separated (Fig. 8a) in 24.7 % of thespecimens (range from 3.1 % for sample 1 to 40.0 % for sample 6). In approximately one third (30.2 %) these triangles were broadly confluent (Fig. 8b, c). In some specimens dental fields of T1 and T2 were also confluent (Fig. 8d).

Third lower molar (M_3)

Dental fields of T3 and T4 were always confluent while those of T1 and T2 were separated (Fig. 9a) in 3.1 % of specimens. T4 was only rarely normally developed (Fig. 9b), being reduced in varying degrees in the majority of specimens. It was frequently compressed from the sides so that it was more or less narrowed (Fig. 9c). The next step was the reduction of the dental field until there remained only an enamel fold (Fig. 9d). The fold was sometimes deformed (Fig. 9e) but usually nearly (Fig. 9a) or completely reduced (Fig. 9f). Another way of reduction of T4 was a simple shortening of a normally developed triangle (Fig. 9g, h) leading to the same result. Different degrees of reduction of the dental field of T4 were a normal feature in each sample examined, being more frequent and obvious in the snow voles from the Balkan Peninsula, especially in geographic samples 9, 12, and 13. However, the overlapping was wide and consequently there were no clear-cut differences between geographic samples in this respect.

The posterior margin of the palate

The shape and structure of the posterior margin of the palate were most variable. The squama carinae mediae was usually low and ill defined or completely reduced. High squama, distinctly separated from the postero-lateral pits (Fossae palatinae laterales), was only one end of the continuous variability. So its recognition involved arbitrary categorization. In any event a high sqama was rare in the material examined, being found only in 12 % of the specimens. It had the highest frequency in geographic samples 5 and 6 where it was found in one third to nearly one half of the cases. Among the four Alpine samples (1 to 4) high sqama was rare, found in approximately 10 %. Dinaric samples from 7 to 12 had no high sqama at all. In sample 13a high squama was found again in 18 % of specimens examined (Tab. 3).

The shape of the anterior edge of the fossa interptérygoidea also varied, being straight or semicircular. In some specimens the squama carinae mediae protruded backwards (the margin had a V or W shape in such cases) or, on the other hand, did not reach the edge of the interpterigoid fossa at all.

The foramen palatinum posterior was either connected with the fossae palatinae laterales or else separated from them by a bony bridge of the os palatinum. The presence of a bony bridge showed a distinct northwest — southeast cline (Tab. 3). Rare in the Austrian Alps (samples 1 to 3), it was nearly always present in Macedonia (here sample 12 was not taken into consideration due to the small number of specimens). Geographic sample 13 in this respect corresponded to the snow voles from Montenegro (samples 8 and 9).

Table 3: The shape of squama carina media and the condition of the bony bridge between the foramen palatinum posterior and the fossae palatinae laterales in 13 geographic samples of *M. nivalis* from Austria and Yugoslavia. Intermediate cases were not included. Identifying numbers refer to sample areas (Fig. 1).

		Squama carinae mediae		Bony bridge between For. palatinum post. and Fossa palatina lat.	
Sample	N	% low	% high	% absent	% broad
1	28	71.4	3.6	17.9	21.4
2	14	57.1	0.0	35.7	21.4
3	22	50.0	9.1	40.9	22.7
4	52	65.4	9.6	40.4	32.7
5	26	3.8	46.2	26.9	30.8
6	24	37.5	33.3	41.7	41.7
7	10	60.0	0.0	10.0	40.0
8	18	72.2	0.0	5.6	55.6
9	17	70.6	0.0	11.8	70.6
10	19	63.2	0.0	5.3	94.7
11	8	75.0	0.0	100.0	0.0
12	4	100.0	0.0	0.0	50.0
13	22	36.4	18.2	0.0	68.2

Univariate analysis

All mensural characters with the exception of the braincase breadth differed significantly (at the level of $p < 0.01$ %) among the 13 geographic samples studied (Table 4). If the condylobasal length of the skull is taken as the indicator of size, large snow voles were from samples 1, 5, 7, 8, 9, and 10. The animals in sample 12 were small with the average condylobasal length approaching minimal values of the remaining snow vole samples.

In order to study general trends in snow vole morphology, correlation coefficients (r) were calculated between the character means and the latitude. Geographic sample 13 was excluded from this analysis, since it belongs to a mountain system other than the Alps or Dinaric Alps. Thus, possible clines along the northwest — southeast axis were obtained. Out of 16 mensural characters examined only interorbital constriction and braincase height per bullae differed significantly from zero at the $P < 0.05$ % level, having r values of —0.658 and —0.647 respectively. Both these characters were thus on the increase towards the southeast. All of the other measurements revealed no simple pattern of geographic variation.

Of the quotient indices, relative tail length (IND 1) differed significantly among the 13 geographic samples. The long-tailed snow voles were from sample 1, while relatively short-tailed animals were found in samples 7 and 11. However, since HB and TL were measured by different collectors using different methods (TL was measured either from the anus or the sacral vertebrae), variation of IND 1 was influenced also by differences in measurement techniques.

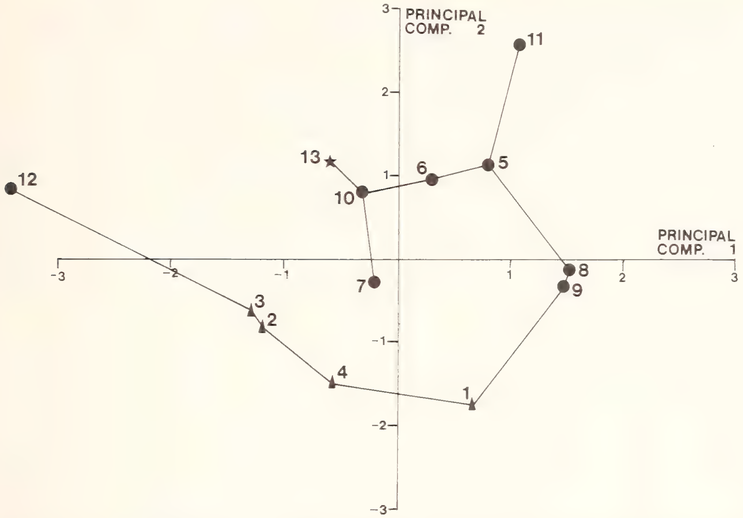


Fig. 10: Projections of 13 samples of Austrian and Yugoslavian *Microtus nivalis* onto the first two principal components. Identifying numbers refer to sample areas (Fig. 1). Triangles — Alpine samples; dots — Dinaric samples; star — east Serbian sample.

The relative braincase breadth (IND 2) showed no significant interpopulation variability. Since IND 2 broadly describes the skull shape, we can conclude from the results of univariate analysis that shape is less variable between samples than the size.

Multivariate analysis

Results from 13-sample principal component analysis are given in the plot of projections of sample onto the first two principal components (Fig. 10). Size related characters are generally more important in determining the first principal component (Lemen 1983), and this is well obvious also from character loadings of the interlocality variation in our snow vole samples. Length characters (CbL, RoL, DiL) contributed most to the first principal component by high positive values, while IoC has a high negative loading for this component. Interorbital constriction is usually negatively correlated with age and size in voles, thus the smaller the interorbital constriction, the larger the vole. Sample 12 had high negative loadings for the first principal component, and consequently snow voles from Galičica would be expected to be the smallest. This corresponds well with the results of univariate analyses. High positive values of the first principal component were found in geographic samples 1, 5, 6, 8, 9, and 11 which means that they are the largest. Samples 2, 3, 4, 7, 10, and 13 appeared to be intermediate in size. The second principal component is interpreted as an indicator of shape similarity (Lemen 1983) i. e. the smaller the distance between geographic samples, the greater the shape similarity. In our results IoC and BcH contributed most to the second principal component by positive loadings and

DiL by a negative one. Sample 11 had high positive loadings for the second principal component, i. e. its skull shape was the most unique of all. The Alpine samples (1 to 4) clustered well together having high negative loadings for the second principal component. Snow voles from the Alps tended to be more similar in shape than in size. The samples from the Dinaric Alps (with the exception of sample 11) were more similar to sample 13 than to the Alpine ones. It can be concluded that snow vole samples clustered better geographically according to shape than according to size. Shape delimited the Alpine samples on one hand from the Dinaric ones on the other. The Pelister sample (11) differed in shape from all of them. Sample 12, which was characterized by a small size (low values for the first principal component) approached the Dinaric samples in shape.

Results of the cluster analysis, performed from the distance matrix for the first two principal components, are depicted as a phenogram in fig. 11. The coefficient of cophenetic correlation was 0.807. Three Alpine samples (2 to 4) clustered together, while sample 1 appeared to be closer to the Montenegrin snow voles (samples 8 and 9). The Dinaric snow vole samples could not be arranged into one cluster, which means that they are not phenetically close. The snow voles from the southern Dinaric Alps (samples 11 and 12) differed from all other samples, showing neither similarity to them nor to one another.

Table 4: Means and standard deviations of metrical characteristics (in mm) and quotient indices for each of the 13 geographic samples of *Microtus nivalis* from Austria and Yugoslavia referenced in fig. 1. See text for abbreviations. Statistical significance: * P <0.01, n. s. = not significant.

Sample	HB	TL	HF	E	CbL	RoL	NcL	NaL	MxT
1	122.4±4.91	60.2±3.12	19.71±0.49	17.87±2.07	29.72±0.71	17.83±0.34	16.19±0.49	8.11±0.25	7.19±0.20
2	118.5±5.81	62.3±5.39	18.58±1.72	16.75±1.48	28.71±0.39	17.22±0.31	15.51±0.26	8.00±0.33	7.10±0.32
3	114.3±3.60	72.8±3.00	19.58±0.65	15.91±0.64	28.55±1.08	17.32±0.48	15.72±0.50	8.05±0.44	7.08±0.32
4	126.0±4.31	69.5±4.62	20.77±0.90	14.67±0.85	29.04±0.86	17.66±0.53	15.64±0.52	7.91±0.38	7.12±0.27
5	132.6±6.36	66.3±4.37	21.35±0.63	14.49±0.78	30.22±0.82	18.34±0.57	16.35±0.51	8.32±0.32	7.49±0.26
6	126.8±5.49	63.3±3.79	21.13±0.97	13.83±0.79	29.48±0.88	18.00±0.62	16.13±0.45	8.19±0.38	7.49±0.30
7	129.7±4.75	62.0±6.35	21.19±1.05	14.43±0.83	29.58±0.34	17.98±0.37	15.75±0.28	8.20±0.22	7.45±0.24
8	130.0±4.69	68.4±4.16	20.59±0.76	15.59±0.80	29.94±0.53	18.23±0.39	16.29±0.33	8.23±0.40	7.47±0.22
9	127.3±3.29	69.6±3.01	20.74±0.50	15.69±0.44	29.87±0.60	18.28±0.35	16.05±0.42	8.43±0.27	7.38±0.21
10	126.5±5.32	62.9±5.69	20.22±0.84	15.09±0.56	29.26±0.49	17.78±0.51	15.94±0.40	7.93±0.31	7.26±0.33
11	135.8±5.60	61.6±4.69	20.81±0.60	15.74±0.82	29.98±1.11	18.25±0.70	16.44±0.57	8.50±0.60	7.54±0.35
12	120.2±3.90	59.6±1.14	19.96±0.80	15.00±1.93	28.04±1.24	16.94±0.83	15.14±0.36	7.66±0.36	7.02±0.46
13	126.4±6.25	67.5±4.95	21.16±0.62	14.76±0.84	29.27±0.88	17.56±0.66	16.15±0.45	8.36±0.42	7.36±0.30
F-test	15.61*	12.25*	12.03*	16.82*	5.97*	8.56*	6.87*	4.35*	6.62*

Sample	DiL	MdL	MdT	ZgB	BcB	IoC	BcH	IND 1	IND 2
1	8.60±0.26	17.73±0.51	6.99±0.17	16.85±0.45	14.24±0.38	4.11±0.17	8.66±0.34	49.00±3.24	56.32±1.50
2	8.31±0.25	17.37±0.32	6.96±0.22	16.50±0.31	14.00±0.41	4.22±0.23	8.65±0.27	52.37±5.88	57.66±1.18
3	8.38±0.27	17.73±3.07	6.80±0.27	16.48±0.55	13.88±0.70	4.19±0.14	8.60±0.25	63.90±3.69	57.83±1.37
4	8.68±0.31	17.37±0.59	6.81±0.21	16.68±0.55	13.91±0.49	4.25±0.18	8.48±0.26	55.11±3.34	57.41±1.25
5	8.85±0.32	18.46±0.49	7.27±0.36	17.06±0.56	14.20±0.38	4.48±0.16	9.13±0.43	49.96±3.41	56.48±1.26
6	8.62±0.31	18.30±0.68	7.15±0.23	16.71±0.65	14.08±0.56	4.40±0.14	8.93±0.30	49.89±1.76	56.66±1.24
7	8.42±0.15	18.17±0.32	7.13±0.23	17.25±0.27	14.23±0.30	4.33±0.19	8.96±0.24	47.78±4.45	58.32±0.86
8	8.83±0.32	18.23±0.42	7.19±0.25	17.07±0.41	14.24±0.34	4.26±0.14	8.99±0.34	52.02±3.34	57.03±1.28
9	8.91±0.26	18.45±0.52	7.18±0.15	17.21±0.44	14.21±0.41	4.30±0.16	9.08±0.27	54.91±3.12	57.62±1.03
10	8.72±0.33	18.01±0.51	7.10±0.25	16.63±0.54	14.11±0.31	4.47±0.11	8.83±0.18	50.29±3.29	56.76±1.42
11	8.71±0.44	18.76±0.71	7.24±0.31	17.30±0.60	14.16±0.32	4.63±0.15	9.14±0.29	45.81±2.84	57.72±1.27
12	8.06±0.38	17.42±0.58	6.54±0.34	16.00±0.91	13.36±0.34	4.32±0.13	8.86±0.42	49.93±2.52	56.63±1.39
13	8.33±0.35	17.96±0.72	6.89±0.28	16.69±0.49	13.91±0.51	4.37±0.15	8.94±0.34	53.26±3.93	57.25±0.90
F-test	7.83*	10.28*	8.95*	3.75*	2.38 n.s.	8.21*	7.86*	17.72*	2.34 n.s.

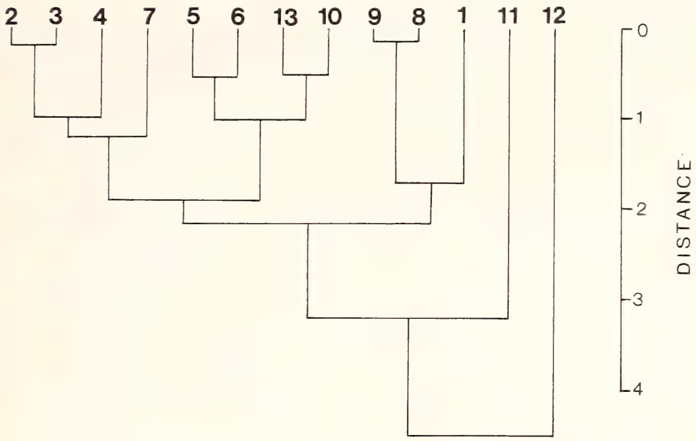


Fig. 11: UPGMA dendrogram summarizing the phenetic relationships among 13 samples of *Microtus nivalis* from Austria and Yugoslavia. Phenetic distances were obtained from the plot projections of samples onto the first two principal components. Identifying numbers refer to sample areas (Fig. 1).

Remarks on *Microtus nivalis malyi* Bolkay, 1925

The oldest name for the snow voles from the Balkans is *M. n. malyi*, described from the Tisovica valley, Prenj Mt., Herzegovina. The type is kept in the Zemaljski muzej SR Bosne i Hercegovine in Sarajevo under the number 239. The type specimen, probably male, is represented only by a skull which is damaged in the interorbital region, the base of the neurocranium and the posterior part of the left zygoma. Its measurements are as follows (in mm): CbL approx. 29.1, RoL 17.8, NcL 16.7, NaL 8.0, MxT 7.4, DiL 7.4, MdL 18.1, MdT 6.6, ZgB 16.8, BcB 14.5, IoC damaged, BcH 10.9.

The dentition showed no peculiarities. M^1 and M^2 were without evaginations on the lingual side of T4. M^3 was of the simplex morphotype with an isolated T4. M_1 belonged to the typical nivalid morphotype with a simplified oval AC. On M_2 the dental fileds of T3 and T4 were separated. T4 of M_3 was reduced (as in fig. 9f).

The squama carinae mediae was nearly completely reduced. The foramen palatinum posterior was separated from the postero-lateral pits by a bony bridge of the os palatinum.

As already mentioned, none of the characters examined showed any peculiarities not found in other Dinaric samples. Moreover, molar morphotypes and the shape of the posterior margin of the palate found in the type of *M. n. malyi* were also the most common in the remaining Dinaric snow voles. On the basis of these characters it is not possible to draw any conclusion as to which neighbouring geographic sample (6 or 7) the type resembled more closely.

The holotype was collected in 1924; obviously no further snow voles have been found on Prenj mountain. For example, on the rocky habitats in Prenj Mt. the author obtained only *Dinaromys bogdanovi*. In the Naturhistorisches Museum Wien one young female is kept, collected in Prej in July 1901 by Arnold Penther (NMW 28169). It is preserved in alcohol but the skull has been removed. Unfortunately, the specimen is too young (W 14 grams, CbL 23.1 mm) to be of use for taxonomic purposes.

Discussion

Results of geographic variation among 13 geographic samples are briefly summarized in fig. 12. Colour (dark vs. pale) and characteristic dental morphotypes are designated. The dark morphotype is characteristic of snow vole samples in the northern part of the study area. Going towards the south-east, the pale morphotype begins to predominate with intermediates in samples 7, 8, and 13. Similar relations were observed in the distribution of the colour types in the forest dormouse (*Dryomys nitedula*) in Yugoslavia (Kryštufek 1985). Dark specimens were found in the Alps and the northwestern Dinaric Alps, corresponding to the area from which snow vole samples 4 to 6 originated. Reddish-brown forest dormice were found in Macedonia, while both colour types were collected in the intermediate area, corresponding to the area from which snow vole samples 7 to 9 originated. The adaptive significance of the dorsal pelage matching the colour of the substrate is well documented in rodents (e. g. Kaufmann 1974), but in snow voles there is apparently no connection between the substrate and the colour morphotype living on it. Thus, on white limestone both dark (as sample 4) and pale (as sample 9) morphotypes were found. On the other hand, dark metamorphic and igneous rocks on Pelister Mt. are populated by pale snow voles (sample 11). The prevailing of the pale morphotype towards the south-east could be connected with the increasing aridity in the same direction.

The localities in fig. 12 are connected by a Gabriel network (Sokal & Oden 1978). Phenetic distances obtained from the plot of projections of samples onto the first two principal components (Fig. 10) are given for the contiguous samples. Six "zones of rapid morphological change" (arbitrarily chosen phenetic distance above 2.000) can be noticed between sample pairs 1—2, 4—5, 9—10, 10—11, 10—12, and 11—12. Groups of samples within such zones were phenetically relatively close. As can be seen from fig. 10, samples 2, 3, and 4 were plotted close together, forming a relatively homogenous Alpine group of samples. Sample 1 differed in this respect from the rest of the Alpine ones. The same was true of the Dinaric samples from 5 to 9. The east Serbian snow voles (sample 13) were close to the Dinaric sample 10. The snow voles from southern Macedonia (samples 11 and in particular 12) were phenetically very peculiar. On the other hand, these "zones of rapid morphological change" did not correspond with the distribution of colour morphotypes. Such discordance between variability of pelage and mensural characters has been reported in other rodents as well (e. g. in *Onychromys leucogaster*, Engstrom & Choate 1979).

Besides colour, three characters displayed discrete northwest — southeast clines, namely IoC, BcH and the presence of a bony bridge on the os palatinum. IoC was found to depend on climatological conditions in *Microtus pennsylvanicus*, being narrower in areas with low minimum temperatures (Snell & Cunnison 1983). In the study area the average annual temperature showed no increase along the same transect as the IoC of snow voles did.

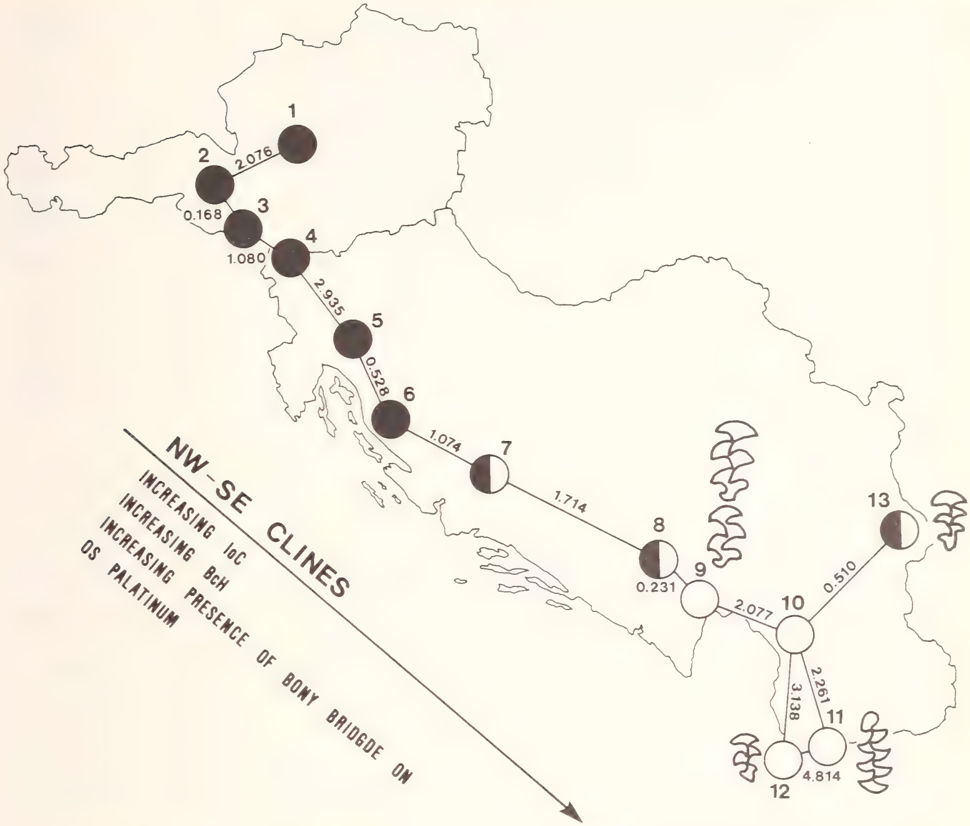

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
2.076
0.168
1.080
2.935
0.528
1.074
1.714
0.231
2.077
0.510
2.261
3.138
4.814
NW-SE CLINES
INCREASING IoC
INCREASING BcH
INCREASING PRESENCE OF BONY BRIDGDE ON
OS PALATINUM

Fig. 12: Summary of the geographic variation among 13 samples of the snow vole from Austria and Yugoslavia. Distribution of colour morphotypes is designated by closed (dark morphotype) vs. open circles (pale morphotype). Half closed circles indicate intermediate morphotypes. Samples are connected by a Gabriel network and the phenetic distances from the plot projections of samples onto the first two pricipal components are given for the contiguous samples. Some characteristic dental morphotypes are denoted.

There are two main causes of geographic variations in animals, namely the limitations of the gene flow between spatially separated populations and the response of an organism to different environments (Lane & Marshall 1981). Thirteen geographic samples elaborated in this study are separated by habitats unsuitable for them. Since no gene flow can be expected, each population should be regarded as a separate evolutionary entity. It has been suggested that the snow vole is a petricolic animal, adapted to cavernicolous habitats (Kryštufek & Kovačić 1989). Such a habitat is characterized by stable, mainly stenothermal conditions. Consequently, the homeostatic stability of the morphotype would be expected in the samples studied. However, nearly all studied characters were variable in the 13 samples, and the colour and two skull dimensions showed clinal variability. In the case of colour the humidity could be responsible for its variability. Consequently, in spite of relatively stable micro-environments, a response to macro-environmental conditions could be observed among 13 geographic samples from Austria and Yugoslavia.

Morphometrical differences among samples were relatively small and only of an average character. Only sample 12 was clearly distinct from the remaining snow voles, being small in size. This population is also of interest since snow voles from the nearest allied sample (11) differed significantly in size. These two samples are approximately 20 km apart, being separated only by Prespa Lake. There are, however, considerable differences in ecological conditions between the two environments. Galičica Mt. (sample 12) is of lime stone, while Pelister Mt. (sample 11) is of metamorphic and igneous rocks. Pelister Mt. is populated by only one petricolic rodent, the snow vole, while two petricolic species, *Dinaromys bogdanovi* and *Apodemus mystacinus*, live on Galičica besides the snow vole. It is worth mentioning that *Dinaromys bogdanovi* from Galičica Mt. is also characterized by small dimensions. The condylobasal length of the adult skulls is 31.8 to 32.3 mm (3 specimens in the Slovene Museum of Natural History) while the range for the species is 31.6—34.6 mm (Petrov & Todorović). Such a decrease in the size of two petricolic voles, competing for the same habitat, could be ascribed to extreme environmental conditions, especially drought, in Galičica and the scarcity of suitable microhabitats. The latter is even more obvious through scramble competition among three petricolic rodents for the same habitat. Interesting parallelism can be observed between snow vole sample 12 and *Microtus nivalis lebrunii* (Crespon, 1844) from the southwestern Alps, a "region of unusually high summer temperature" (Miller 1912). Both animals are small (CbL in *M. n. lebrunii* less than 28 mm), both are pale and both tend towards the reduction of PC on M^3, which in *M. n. lebrunii* is also "invariably short and broad, not showing any tendency to the elongation occasionally occurring in *M. nivalis*" (Miller 1912).

The principal component analysis clustered a part of the samples according to their geographic proximity. However, it was not possible to place the results of PCA in accordance with the actual subspecific division of the snow voles in Austria and Yugoslavia. Austrian snow voles, considered to represent the nominal subspecies (Wettstein-Westerheimb 1955), are in fact not homogenous. The Tauplitzalm sample (1) was relatively distant from samples 2 and 3, which were closer to the snow voles from the Julian Alps (sample 4). The last sample is topotypical with *M. n. wagneri*, which is usually recognized to be subspecifically distinct from *M. n. nivalis* (Djulić & Mirić 1967; krapp 1982). The characters mentioned by Martino (1940) as diagnostic for *wagneri* concern the shape of AC of M_1, the PC of M^3, and IoC "which is about 4 mm . . .". Dental morphotypes cannot be regarded to be characteristic since they were found in other geographic samples as well, while IoC showed clinal variability in size with the lowest values in the northwestern part of the study area.

The Dinaric samples (5 to 12) cannot be classified as a single subspecies, i. e. *M. n. malyi*, as is usually done (e. g. Djulić & Mirić 1967) because of relatively great differences among them. Snow voles from east Serbia (sample 13) are regarded as *M. n. ulpius* (Djulić & Mirić 1967). As a matter of fact they are close to Dinaric samples, especially 5, 6, and 10. The differences between the east Serbian and Dinaric samples contiguous to it are smaller than among the 8 Dinaric samples. Consequently, there seems to be no reason for a taxonomic separation of Dinaric snow voles from east Serbian ones. Characters proposed by Mirić (1970) to separate snow vole subspecies inhabiting Yugoslavia concern the colour of pelage and tail and the relationship between lateral fossae and the squama carinae media. The latter character showed considerable individual variability and cannot be used in the taxonomic evaluation. Colour varied from one sample to another but it was not coordinated with other characteristics of morphological variability. The fact that independent characters do not tend to be coordinated in their geographic variability, obvious from the present results, is one of the most serious limitations in applying the subspecies concept. The different characters used in this study were not in exact geographical concordance. Consequently, the greater the number of characters taken into consideration, the greater will be the total discordance and the number of races recognized (Wilson & Brown 1953). Snow vole populations are restricted to isolated stony habitats mainly on mountain tops and the subspecies concept is more easily applied on such truly distinctive populations (Edwards 1954). Such geographical fractions of the species could be defined as distinct subspecies (Wilson & Brown 1953). However, practical problems arise in applying this concept. In this study I tried to aviod the "necessary arbitrariness of any degree of population divergence chosen as the lowest formal racial level" (Wilson & Brown 1953) by recognizing the so-called "zones of rapid morphological change". However, the homogeneity was quite low within the geographic samples limited by such zones.

Kratochvil (1981) recognized 21 geographic races (subspecies and natio-s) of snow voles by a combination of relative zygomatic breadth and relative tail length. If our results from table 4 are plotted on his diagram (Fig. 17 on page 55 in Kratochvil 1981) approximately 10 races can be recognized, some 7 of them should be described and named as new ones. Inclusion of other characters into the analysis would only increase the number of races. Finally, nearly each geographical population would bring its own subspecific name. Recognized races would then be poorly determined by diagnostic characters and consequently they would be difficult to distinguish from each other. I therefore believe that the subspecies category is inadequate for describing the complex geographic variations found in the snow vole populations in Austria and Yugoslavia.

It has already been mentioned that snow vole populations with an insular distribution represent separate evolutionary entities. Since the Pleistocene distribution of snow voles was larger than the present one (Terzea 1972), the gene flow between these "evolutionary entities", has obviously been absent for some 10,000 years. There is no evidence, however, that these isolated demes developed mechanisms of reproductive isolation. Namely, the karyotypes described for most of the mountain systems in Europe populated by the snow vole, show no significant variability (Zima & Kral 1984). It is evident that speciation was slower, at least as far as can be concluded on the basis of chromosomal evolution, than in some other small mammals with a similar insular distribution. The insular distribution of the *Microspalax* complex (Savić 1982), for example probably also results from the reduction of its steppe habitat since the end of the Pleistocene. The history and the duration of geographic isolation was approximately the same in both small mammals. However, in

Microspalax this isolation produced a number of allopatric "chromosomal species" while it obviously did not result in reproductive isolation among similarly allopatric snow vole entities.

Acknowledgements

I thank Dr. K. Bauer, Dr. F. Spitzenberger, Dr. B. Petrov, and Dr. S. Obratil for access to specimens or loan of material. Dr. K. Bauer also helped me with the literature, stimulating discussions, and helpful comments at earlier stages in the reasearch. Dr. N. Tvrtković provided comments on the foregoing draft of this manuscript.

Zusammenfassung

Es wurden 387 Schneemäuse in Österreich und Jugoslawien untersucht, welche in 13 geographische Stichproben eingeteilt wurden. Die Analyse der Farbe, der Molaren-Schmelzschlingenmuster, Körper- und Schädelmaße ergab, daß nicht einmal zwei geographische Stichproben identisch sind. Die Interorbitalbreite und Schädelhöhe vergrößern sich klinal in Richtung Nordwesten—Südosten. Die Proben aus Makedonien, vor allem vom Gebirge Galičica, unterscheiden sich am meisten von den übrigen Populationen. Die Unterartkategorie ist nicht geeignet zur Beschreibung der komplexen geographischen Variabilität, welche bei den Schneemauspopulationen aus Österreich und Jugoslawien gefunden wurde.

References

Batschelet, E. (1975): Introduction to mathematics for life scientists. Vol. 2. — Springer Verlag, Berlin.

Corbet, G. B. (1978): The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. — British Museum (Nat. Hist.), Cornell Univ. Press, London.

Djulić, B. & D. Mirić (1967): Catalogus Faunae Jugoslaviae, IV/4 Mammalia. — Cons. Acad. Sci. et Art. SFRY, Ljubljana.

Edwards, J. G. (1954): A new approach to infraspecific categories. — Syst. Zool. 3: 1—20.

Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1966): Checklist of Palaearctic and Indian mammals, 1758 to 1946. — British Museum (Nat. Hist.), London.

Engstrom, M. D. & J. R. Choate (1979): Systematics of the northern grasshopper mouse (*Onychromys leucogaster*) on the Central Great Plains. — J. Mamm. 60: 723—739.

Kaufman, D. W. (1974): Adaptive coloration in *Peromyscus polionotus*: experimental selection by owls. — J. Mamm. 55: 271—283.

Krapp, F. (1982): *Microtus nivalis* (Martins, 1842) — Schneemaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp: Handbuch der Säugetiere Europas, Band 2/1: 261—283. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Kratochvil, J. (1981): *Chionomys nivalis* (Arvicolidae, Rodentia). — Acta Sc. Nat. Brno 15 (11): 1—62.

Kryštufek, (1985): Forest dormouse *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778) — Rodentia, Mammalia — in Yugoslavia. — Scopolia, Ljubljana, 9: 1—36.

— & D. Kovačić (1989): Vertical distribution of the snow vole *Microtus nivalis* (Martins, 1842) in northwestern Yugoslavia. — Z. Säugetierk. 54: 153—156.

Lane, R. P. & J. E. Marshall (1981): Geographical variation, races and subspecies. — In: Forey, P. L.: The evolving biosphere, 9—19. British Museum (Nat. Hist.), Cambridge Univ. Press.

Lemen, C. L. (1983): The effectiveness of methods of shape analysis. — Fieldiana Zool. 15: 1—17.

Martino, V. & E. (1940): Preliminary notes on five new mammals from Jugoslavia. — Ann. Mag. nat. Hist., London 11 (5): 493—498.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of western Europe. — British Museum (Nat. Hist.), London.

Mirić, D. (1970): Ključi za določevanje živali, V. Sesalci. — Inštitut za biologijo Univerze v Ljubljani, Ljubljana (in Slovenian).

Munsell Soil Colour Charts (1975): Mackbeth Division of Kollmorgen Corp., Baltimore.

Nadachowski, A. (1984): Morphometric variability of dentition of the Late Pleistocene voles (Arvicolidae, Rodentia) from Bacho Kiro Cave (Bulgaria). — Acta zool. cracov. 27 (9): 149—176.

Nie, N. H., C. H. Hull, J. G. Jenkins, K. Steinbrenner & D. H. Bent (1975): Statistical package for the social sciences. Sec. ed. Mc Graw-Hill Book Comp., New York.

Petrov, B. & M. Todorović (1982): *Dinaromys bogdanovi* (V. et E. Martino, 1922) — Bergmaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp: Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/1: 193—208. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Savić, J. R. (1982): Familie Spalacidae Gray, 1821 — Blindmäuse. — In: Niethammer, J. & F. Krapp: Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/1: 539—584. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Snell, R. R. & K. M. Cunnison (1983): Relation of geographic variation in the skull of *Microtus pennsylvanicus* to climate. — Ca. J. Zool. 61: 1232—1241.

Sokal, R. R. & F. M. L. S. Oden (1978): Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. — Biological Journal of the Linnean Society 10: 199—228.

Spitzenberger, F. (1971): Zur Systematik und Tiergeographie von *Microtus* (*Chionomys*) *nivalis* und *Microtus* (*Chionomys*) *gud* (Microtinae, Mamm.) in S-Anatolien. — Z. Säugetierk. 36 (6): 370—380.

Tereza, V. (1972): Remarques sur la morphologie dentaire et la repartition de *Microtus nivalis* Martins dans le Pleistocene de Roumanie. — Trav. Inst. Speol. "Emile Racovitza", Bucarest, 11: 271—298.

Van der Meulen, A. J. (1973): Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia, (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). — Quaternaria, Roma 17: 1—144.

Wettstein-Westerheimb, O. (1955): Catalogus Faunae Austriae, 21c, Mammalia. — Wien.

Wilson, E. O. & W. L. Brown (1953): The subspecies concept and its taxonomic application. — Syst. Zool. 2: 97—111.

Zima, J. & B. Kral (1984): Karyotypes of European mammals II. — Acta Sc. Nat. Brno, 18 (8): 1—62.

Boris Kryštufek, Slovene Museum of Natural History, Prešernova 20, YU-61000 Ljubljana.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 2	S. 141—156	Bonn, September 1990

Principal component and PLS discriminant analyses applied on skulls of European shrews of the genus *Sorex* (Mammalia, Soricidae)

Erland Dannelid

Abstract. Skulls of nine species of shrews of the genus *Sorex* were measured on an image analyzer. 120 measurements were taken on each skull. The measurements were then statistically analysed by using the multivariate projection methods principal component analysis (PCA) and PLS discriminant analysis combined with crossvalidation. The analyses showed good separation between all species. It was discussed whether this class separation reflected the phylogeny or different ecological adaptations.

Key words. Shrews, skulls, phylogeny, principal component analysis, PLS discriminant analysis.

Introduction

At least thirteen species of the genus *Sorex* occur in the western Palaearctic except for North Africa and most of the Middle East. The species concerned are *S. alpinus*, *S. araneus*, *S. caecutiens*, *S. caucasicus**), *S. coronatus*, *S. granarius*, *S. isodon*, *S. minutissimus*, *S. minutus*, *S. raddei*, *S. samniticus*, *S. "tundrensis"* (the status of the Eurasian animals earlier placed in *S. arcticus* is still not clear, Kozlovsky 1971 found *S. irkutensis* and *S. sibiriensis* to be distinct karyotypically) and *S. volnuchini*. Two additional species, *S. daphaenodon* and *S. vir* (probably identical with *S. roboratus* of the Altai, see Hoffmann 1985) occur in Siberia almost west to the Ural mountains, but are not yet known from Europe.

The distributions of the fifteen species named above are chiefly of two different types. Many species have large west-east distributions chiefly in the taiga zone of Eurasia though some (e. g. *S. araneus* and *S. minutus*) also occur south of the coniferous forest-zone. Of these species *S. araneus* and *S. minutus* might be regarded as mainly European. They occur over large areas in Europe but in Asia they only reach eastward to the Yenisei River and Lake Baikal, while *S. caecutiens*, *S. daphaenodon*, *S. isodon*, *S. minutissimus*, *S. "tundrensis"* and *S. vir* all might be regarded as mainly Asian; their European distribution is (if they occur at all) limited while in Siberia they all reach eastward to the Pacific Ocean (Dolgov 1967, Honacki, Kinman & Koeppl 1982).

Another type of distribution is shown by *Sorex*-species occurring in rather limited, chiefly mountainous areas in southern Europe. Such forms occur in Spain (*S. granarius*) and in the Caucasus (*S. caucasicus*, *S. raddei* and *S. volnuchini*). *S. alpinus* is spread over a large area in south and central Europe but again chiefly at higher altitudes while *S. samniticus* occurs in lowlands in Italy. All these distributions might be regarded as relic distributions.

---

*) Note added in proof = *S. causasicus* should, according to Zaitsev, Zool. Zh. 67: 1878—1888, 1988, be called *S. satunini*.

The only species not showing either a continuous west-east distribution in the north or a relic distribution in the south is *S. coronatus* in southwestern Europe. This form probably linked off from *S. araneus*-like forms during the last glaciations.

The relationships of these species are not completely clear. *S. araneus*, *S. caucasicus*, *S. coronatus*, *S. daphaenodon*, *S. granarius* and *S. tundrensis* together with *S. arcticus* of North America and *S. asper* of the Tien-Shan (Ivanitskaya et al. 1986) form the *S. araneus/arcticus*-group characterized karyologically by two-armed x-chromosomes and (in males) two y-chromosomes (Hausser et al. 1985). This group probably represents a monophyletic unit.

Of the other species, *S. caecutiens*, *S. isodon*, *S. minutissimus*, *S. minutus*, *S. raddei*, *S. vir* and *S. volnuchini* all have karyotypes with either the chromosomal number of 42 or a chromosomal number close to or possibly derived from 42 (Fedyk & Ivanitskaya 1972, Ivanitskaya et al. 1986). This group might not be a monophyletic unit; according to Fedyk & Michalak (1982) the similarity of the number of chromosomes in *S. minutus* on one hand, and *S. isodon*, *S. vir* etc. is fortuitous.

Finally, *S. alpinus* and *S. samniticus* have karyotypes very different from the other species and also from each other (Meylan 1964, Graf et al. 1979). These two species appear not to be closely related to any other living *Sorex*-species; they might be relic forms of two otherwise extinct branches of the genus.

The aim of this paper was to statistically analyse the morphology (chiefly expressed by measurements) of shrew skulls and compare the patterns of relations between different species thus obtained, to those obtained using karyological methods.

Relationships between different species are not necessarily reflected in skull morphology. *S. alpinus*, the most isolated species karyologically, is certainly also the most isolated in gross morphology, while *S. samniticus* is morphologically very similar to *S. araneus*, *S. coronatus* and *S. granarius*, which are members of the *S. araneus/arcticus*-group. The morphological and genetic differentiation of the latter four species has been statistically treated by Hausser (1984). A limitation in univariate statistical methods is that each variable is treated separately. This might lead to unwarranted results. “Class differences are not clearly seen in the individual variables. The classes are separated by a *combination* of the variables” (citation from Wold et al. 1983).

Models like SPSS (used by Hausser) and SIMCA (used here) are, however not “one variable at a time” models. Thus in this work principal component analysis and partial least squares (PLS) discriminant analysis have been used. These methods are multivariate and deal with all variables simultaneously.

Material and methods

19 skulls each of *S. alpinus*, *S. araneus*, *S. caecutiens*, *S. coronatus*, *S. isodon* and *S. minutus*, 13 of *S. granarius* and *S. samniticus* and 7 of *S. minutissimus* were measured on an image analyser (MOP Videoplan, Kontron image analysis division, Zeiss), connected to a dissecting microscope (19 were measured because there were 19 channels in each file on the image analyser). The animals were obtained from the Swedish Museum of Natural History,

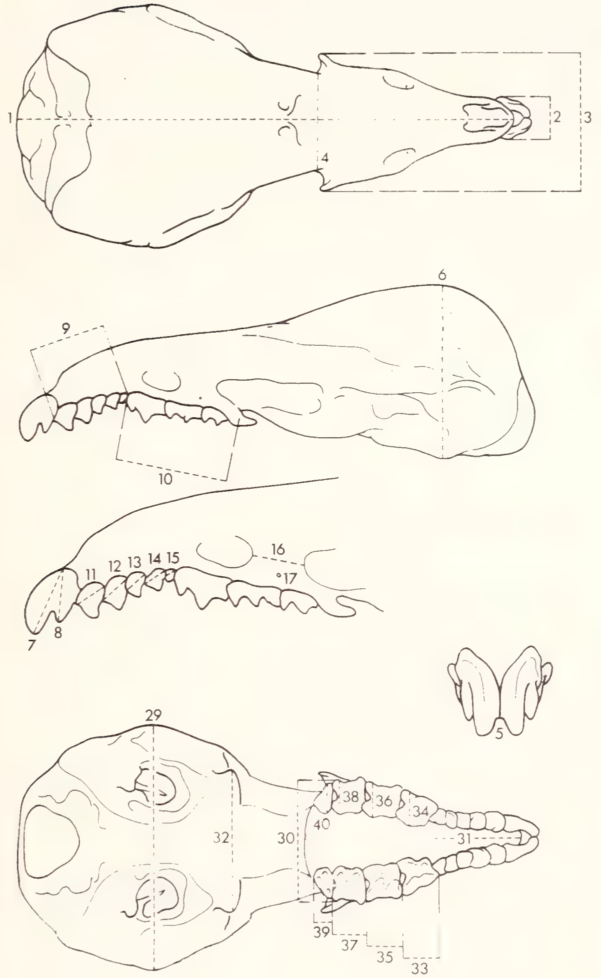


Fig.1: Cranial measurements taken for this study. Explanations of figures are given in the text.

Stockholm, from the University of Oulu, Finland and from the Université de Lausanne, Switzerland. The geographical origin of the animals is given in Table 1. Other species mentioned in the introduction were not available to me.

From each individual 120 measurements were taken (see Figs 1—2). Most of them were metrical measurements, but some characters such as the position of the mental and lacrimal foramina, size and pigmentation of cusps of upper molars, or the angle between the coronoid process and the articular facets of the mandibular condyle.

These characters were treated in the following way. Taking the position of the mental foramen as an example this character was given the value 1 if the foramen was placed under P_4, the value 2 if it was under P_4—M_1, the value 3 if it was situated under the foremost part of the trigonid of M_1, the value 4 if it was placed centrally under the trigonid of M_1 and so on, up to the value 8. Another example can be given like size and pigmentation on the hypocone of M¹ . In this case the character was given the value 1 if the hypocone was absent, the value 2 if it was rudimentary, the value 3 if it was distinct but unpigmented and the value 4 if it was distinct and pigmented.

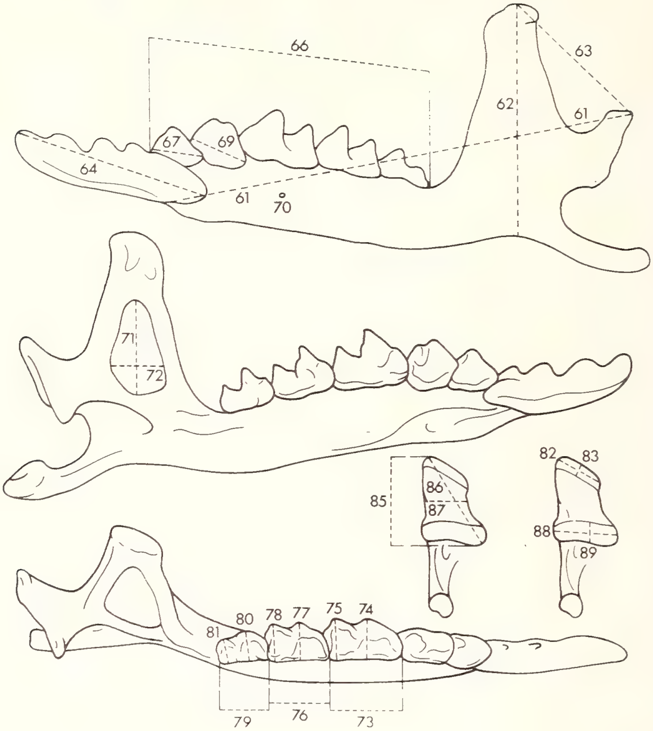


Fig. 2: Mandibular measurements taken for this study. Explanations of figures are given in the text.

Table 1: Number of skulls of each species.

Species	Number of skulls	Geographical area	Source
Sorex alpinus	19	Switzerland, Germany, Yugoslavia	1, 3
Sorex araneus	19	Sweden, Finland, Germany, Czechoslovakia	1
Sorex caecutiens	19	Sweden, Finland	1, 2
Sorex coronatus	19	Switzerland	3
Sorex granarius	13	Spain	3
Sorex isodon	19	Finland	2
Sorex minutissimus	7	Finland	2
Sorex minutus	19	Sweden, Germany	1
Sorex samniticus	13	Italy	3

Source: 1 = Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden
2 = University of Oulu, Finland
3 = Université de Lausanne, Switzerland

Most measurements were taken on both the left and the right side of the skull which accounts for the high number of measurements. The characters measured are given below, characters given as values are in parentheses.

A. On the skull.
1. Condylobasal length.
2. Breadth of rostrum taken over upper incisors.
3. Maxillary breadth.
4. Interorbital breadth.
(5. Occurrence and size of medial tines on upper incisors.)
6. Cranial height.

The following measurements (7—17) taken on the left side.
7. Length of the first cusp of the upper incisor.
8. Length of the second cusp of the upper incisor.
9. Total length of the upper antemolars.
10. Total length of the upper molariform teeth.
11.—15. Length of A^1—A^5 respectively.
16. Breadth of the zygomatic plate.
(17. Position of the lacrimal foramen.)
18.—28. = 7.—17. from the right side.
29. Cranial breadth.
30. Width of M^2—M^2.
31. Palatal length.
32. Glenoid width.

Measurements 33—46 taken of left side.
33. Buccal length of P^4.
34. Width of P^4.
35. Buccal length of M^1.
36. Posterior width of M^1.
37. Buccal length of M^2.
38. Posterior width of M^2.
39. Length of M^3.
40. Width of M^3.
(41. Size and pigmentation of the protocone on P^4.)
(42.—44. Size and pigmentation of the hypocones on P^4—M^2.)
(45. Size and pigmentation of the metacone on M^3.)
(46. Size and pigmentation of the protocone on M^3.)
47.—60. = 33.—46. from the right side.

B. On the lower jaw (61.—90. taken on the left lower jaw).
61. Length of the mandible.
62. Height of the coronoid process.
63. Distance between coronoid process and the upper articular facet of the mandibular condyle.
64. Length of the lower incisor.
(65. Number of cuspules on the lower incisor.)
66. Length of mandibular toothrow (except incisor).
67. Length of A_1.
(68. Number of cusps on A_1.)
69. Length of P_4.
(70. Position of mental foramen.)
71. Height of the internal temporal fossa.
72. Width of the internal temporal fossa.
73. Length of M_1.
74. Trigonid width of M_1.
75. Talonid width of M_1.
76. Length of M_2.
77. Trigonid width of M_2.

78. Talonid width of M2.
79. Length of M3.
80. Trigonid width of M3.
81. Talonid width of M3.

Measurements 82.—90. taken on the mandibular condyle.

82. Length of upper condylar facet.
83. Thickness of upper condylar facet.
(84. Angle between coronoid process and upper condylar facet.)
85. The height of the condyle.
86. Greatest condylar depth.
87. Width of interarticular area.
88. Length of lower condylar facet.
89. Thickness of lower condylar facet.
(90. Angle between coronoid process and lower condylar facet.)

Measurements 91.—120. = 61.—90. from the right side.

The two projection methods principal component analysis (PCA) (Joliffe 1986) and partial least squares (PLS) discriminant analysis combined with cross validation (Ståhle & Wold 1987, 1988) have been applied.

The PCA can very well be used for recognizing similarities between objects in one class and dissimilarities between objects in different classes and can also be applicated on both continuous and non-continuous variables at the same time (Joliffe 1986).

The PLS discriminant analysis is a new type of discriminant analysis different from linear discriminant analysis (LDA). The PLS approach, which operates on the original variables space, has the advantage that it can deal with highly correlated variables and be applied to problems where the number of variables is high and even exceed the number of observations. The results from PLS can preferably be presented in object and variable related projections with the same interpretation as object and variable related PCA projections.

The calculations have been performed with the SIMCA (Soft Independent Modelling of Class Analogy) pattern recognition package as described by Wold et al. (1983, 1984). Prior to the analysis all variables were scaled variable-wise to zero mean and unit variance. The results were presented in plots where the different species fell apart. Also the variables (measurements) were plotted against each other, in order to recognize the variables that were chiefly responsible for separating the different species.

Results

A. All species

In the first PCA (Fig. 3a—c), all nine species were included. The first projection (X = PC 1, Y = PC 2) clearly showed that *S. alpinus* was distinctly separated from all other species. It also showed a division of the remaining species into two groups, one containing *S. araneus*, *S. coronatus*, *S. granarius*, *S. isodon* and *S. samniticus* and the other consisting of *S. caecutiens*, *S. minutissimus* and *S. minutus*. In this latter group *S. minutissimus* was clearly separated from the other two species. 53.1 % of the variance was explained by this component. The second projection (X = PC 1, Y = PC 3) which explained 8.9 % of the total variance confirmed the separation of *S. caecutiens*, *S. minutissimus* and *S. minutus* from the other species (however, without setting *S. minutissimus* apart from the other two species) and finally the projection of the second and third component (X = PC 2, Y = PC 3) confirmed the separation of *S. alpinus* from all other species, and explained 6.05 % of the total variance. In both these two latter projections there were some outliers of *S. araneus*. Together the three projections explained 68.0 % of the variance. A variable loading

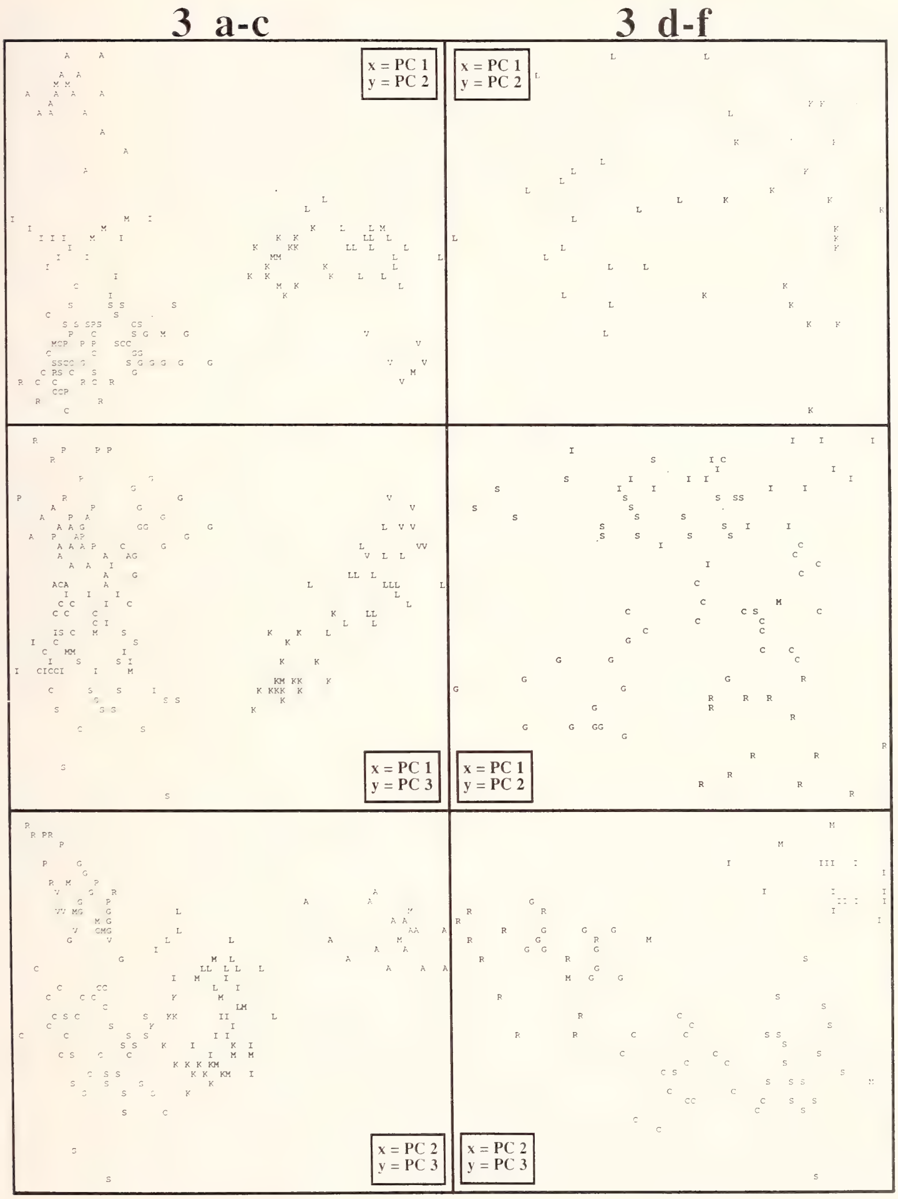


Fig. 3: Plots 1—3. 3a—c shows plot 1, 3d shows plot 2 (first projection only), 3e—f shows plot 3, first (3e) and third (3f) projections. A = *S. alpinus*, C = *S. coronatus*, G = *S. granarius*, I = *S. isodon*, K = *S. caecutiens*, L = *S. minutus*, M = more than one individual (or for the variable plots, more than one variable) in the same spot, R = *S. samniticus*, S = *S. araneus*, V = *S. minutissimus*.

plot of the same material showed that the most important factors separating *S. alpinus* from all other species were a longer A^5, lacrimal foramen placed further back, a twocusped A_1 and mental foramen placed more anteriorly.

The separation of the remaining species into two groups were purely metric, the "*caecutiens-minutissimus-minutus*-group" included smaller animals than the other group. The separation of *S. minutissimus* from *S. caecutiens-minutus* was chiefly due to even smaller overall measurements and to the mental foramen positioned further back.

B. *Sorex caecutiens* and *S. minutus*

The second PCA plot (Fig. 3d) showed the two remaining species of the smaller group, *S. caecutiens* and *S. minutus*. At least the two first projections showed a gradual separation of the two species.

The first component explained 38.1 % of the variance, the other two did not contribute much, 4.8 % and 4.1 % of the total variance respectively, the total variance explained was 47 %. A discriminant PLS analysis applicated on these two species showed a clearly significant class separation according to cross validation (37.9 % of the variance explained by the first latent variable and 3.5 % by the second, a total of 41.5 %). The characters most important in separating the species were that *S. minutus* had larger medial tines, lacrimal foramen placed further back, mental foramen positioned more in front and smaller overall measurements than in *S. caecutiens*.

C. The remaining species

The third PCA plot (Fig. 3e–f) contained the five remaining forms, *S. araneus*, *S. coronatus*, *S. granarius*, *S. isodon* and *S. samniticus*. Four of them are very similar morphologically, while *S. isodon* is clearly distinguishable. It was somewhat surprising to find this species grouped together with the other four. The first component (Fig. 3e) explained 18.1 % of the variance and was clearly grouping the animals in size. The second component explained 14.8 % of the total variance, and here *S. isodon* tended to drift apart. The third component (Fig. 3f) finally set *S. isodon* very clearly apart from the other species, explaining 7.9 % of the total variance, the total variance explained was 40.7 %. Discriminant PLS analyses between *S. isodon* and each of the four remaining forms did, however, not show any greater significance than discriminant PLS between these other species, the variance explained was 30.8 % for *S. isodon* — *S. araneus*, 29.8 % for *S. isodon* — *S. coronatus*, 40.1 % for *S. isodon* — *S. granarius* and 30.8 % for *S. isodon* — *S. samniticus* while the variance explained by PLS between the other four species was between 22.8 % and 37.2 % (see below).

Variables separating *S. isodon* from the other four species (see variable plot, Fig. 4a) were: 1. Longer antemolar toothrow in upper jaw; 2. Distinctly larger A^5; 3. Lesser width of P^4 and M^1; 4. Lacrimal foramen placed further back; 5. Unpigmented hypocones on upper molars (separates only against *S. araneus* and *S. coronatus*); 6. Mental foramen placed in more frontal position.

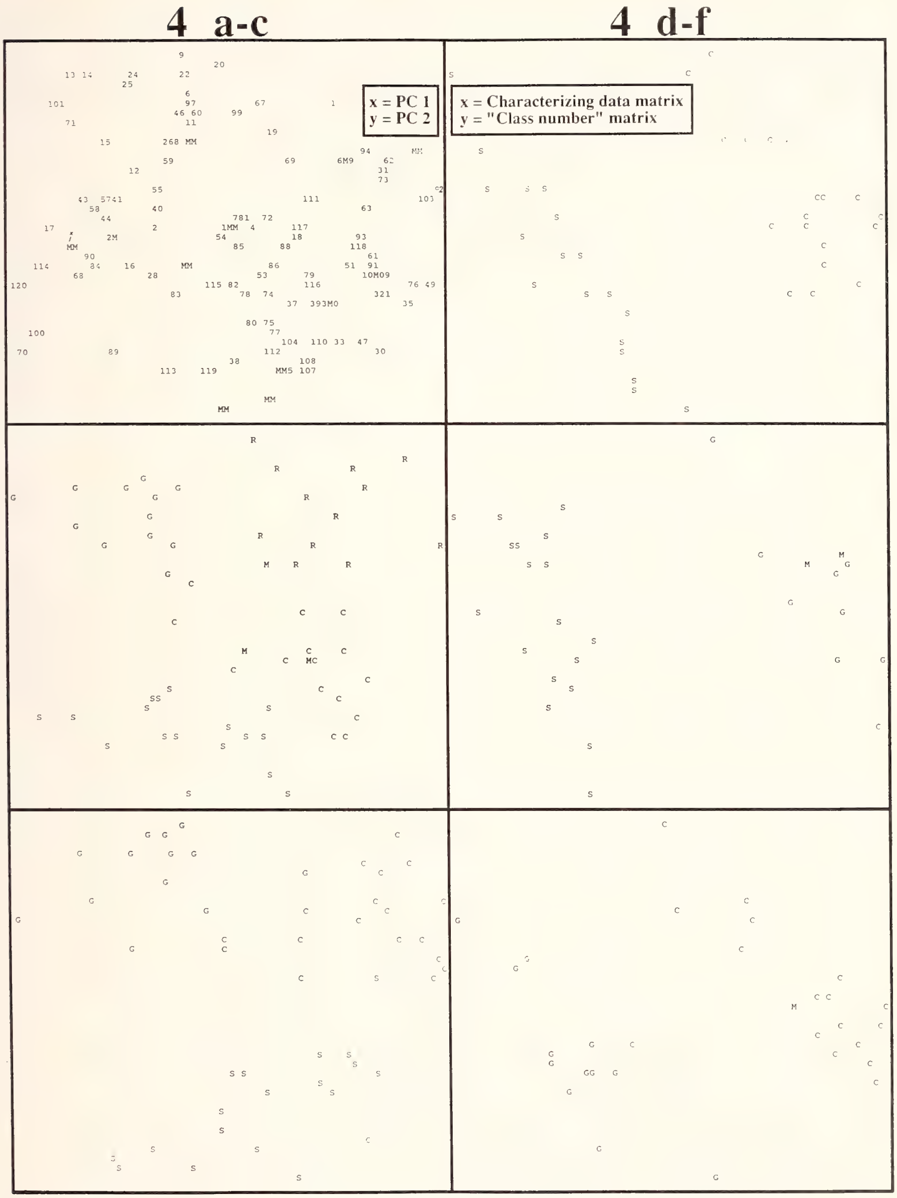


Fig. 4: 4a) A variable plot corresponding to Fig. 3e. 4b) plot 4 (first projection). 4c) plot 5 (first projection). 4d—f) PLS-plots for *S. araneus* — *S. coronatus* (4d), *S. araneus* — *S. granarius* (4e) and *S. coronatus* — *S. granarius* (4f).

Table 2: Mean values and standard deviation (s) of measurements taken in mm (see Material and methods). Only the continuous metrical measurements are included in this table, and for those taken both on left and right side, only those taken on the left are given. Readers interested in the remaining values can obtain these from the author. A = *S. alpinus*, B = *S. araneus*, C = *S. caecutiens*, D = *S. coronatus*, E = *S. granarius*, F = *S. isodon*, G = *S. minutissimus*, H = *S. minutus*, I = *S. samniticus*.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1	17.704	17.046	15.274	17.263	15.836	17.768	11.852	14.060	16.581
s	0.451	0.635	0.554	0.480	0.493	0.603	0.526	0.726	0.476
2	1.138	1.387	1.116	1.496	1.316	1.254	0.900	0.963	1.270
s	0.140	0.140	0.146	0.122	0.151	0.189	0.076	0.090	0.101
3	4.833	4.539	3.800	4.903	4.621	4.782	3.629	3.490	4.926
s	0.159	0.360	0.189	0.189	0.185	0.308	0.154	0.179	0.146
4	3.943	3.397	2.964	3.466	3.516	3.665	2.550	2.660	3.513
s	0.130	0.238	0.142	0.150	0.121	0.228	0.079	0.109	0.066
6	5.583	5.553	5.077	5.441	5.185	6.130	3.409	4.400	4.999
s	0.243	0.304	0.314	0.240	0.162	0.604	0.280	0.348	0.241
7	1.513	1.812	1.542	1.803	1.580	1.630	1.299	1.175	1.746
s	0.073	0.125	0.079	0.139	0.130	0.158	0.082	0.075	0.133
8	1.095	1.352	1.130	1.293	1.175	1.253	0.961	0.883	1.169
s	0.071	0.139	0.063	0.144	0.094	0.110	0.075	0.072	0.069
9	2.805	2.444	2.127	2.336	2.013	2.561	1.325	1.834	2.111
s	0.113	0.115	0.122	0.149	0.068	0.151	0.085	0.129	0.096
10	4.369	4.075	3.400	4.087	3.980	4.086	3.041	3.149	4.400
s	0.119	0.270	0.187	0.137	0.166	0.146	0.088	0.225	0.177
11	0.821	0.810	0.720	0.805	0.678	0.778	0.516	0.557	0.689
s	0.054	0.062	0.085	0.044	0.067	0.094	0.065	0.053	0.079
12	0.730	0.794	0.608	0.771	0.632	0.656	0.418	0.502	0.673
s	0.048	0.065	0.067	0.054	0.051	0.093	0.020	0.044	0.067
13	0.665	0.646	0.536	0.577	0.499	0.596	0.384	0.504	0.477
s	0.043	0.064	0.051	0.051	0.049	0.061	0.044	0.050	0.036
14	0.572	0.524	0.444	0.447	0.401	0.500	0.306	0.408	0.367
s	0.048	0.052	0.050	0.044	0.042	0.067	0.028	0.048	0.061
15	0.465	0.300	0.264	0.242	0.250	0.365	0.184	0.262	0.305
s	0.054	0.051	0.034	0.044	0.028	0.050	0.024	0.043	0.038
16	1.209	1.402	1.195	1.464	1.496	1.369	1.035	0.924	1.327
s	0.089	0.159	0.113	0.151	0.100	0.217	0.116	0.134	0.126
29	9.032	8.498	7.791	8.853	8.435	9.307	5.978	6.935	8.625
s	0.197	0.464	0.454	0.240	0.253	0.427	0.113	0.283	0.136
30	4.686	4.456	3.659	4.760	4.602	4.618	3.529	3.374	4.963
s	0.149	0.335	0.108	0.147	0.126	0.230	0.076	0.162	0.161
31	7.780	7.183	6.393	7.582	6.972	7.791	4.951	5.755	7.404
s	0.221	0.271	0.242	0.288	0.268	0.306	0.170	0.249	0.164
32	5.074	4.833	4.096	4.967	4.817	4.899	3.624	3.794	5.189
s	0.257	0.255	0.176	0.247	0.164	0.240	0.337	0.173	0.141
33	1.465	1.335	1.108	1.446	1.362	1.339	1.012	1.080	1.472
s	0.065	0.074	0.040	0.084	0.063	0.074	0.022	0.094	0.067
34	1.343	1.258	1.010	1.364	1.341	1.160	1.029	1.004	1.478
s	0.054	0.093	0.053	0.084	0.048	0.075	0.047	0.057	0.080

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
35	1.259	1.220	1.081	1.312	1.194	1.272	1.003	0.972	1.355
s	0.051	0.081	0.038	0.069	0.075	0.076	0.046	0.068	0.044
36	1.319	1.279	1.020	1.376	1.326	1.160	1.056	0.990	1.480
s	0.063	0.071	0.057	0.081	0.044	0.057	0.068	0.057	0.064
37	1.154	1.025	0.936	1.050	1.056	1.105	0.876	0.853	1.161
s	0.036	0.083	0.053	0.067	0.082	0.063	0.069	0.053	0.048
38	1.253	1.269	1.003	1.276	1.233	1.144	1.060	0.974	1.391
s	0.057	0.110	0.053	0.057	0.074	0.081	0.068	0.052	0.094
39	0.753	0.641	0.624	0.755	0.714	0.759	0.539	0.576	0.782
s	0.038	0.058	0.033	0.052	0.042	0.056	0.021	0.038	0.063
40	1.155	1.278	0.978	1.141	1.100	1.158	0.963	0.935	1.185
s	0.046	0.127	0.045	0.081	0.056	0.091	0.060	0.058	0.084
61	8.998	7.715	6.672	8.166	7.945	8.414	5.394	6.078	8.305
s	0.412	0.312	0.262	0.241	0.297	0.338	0.144	0.224	0.311
62	3.706	4.038	3.186	4.211	3.758	4.273	2.748	2.691	4.105
s	0.132	0.145	0.119	0.125	0.184	0.184	0.071	0.187	0.107
63	2.520	2.700	2.290	3.023	2.616	2.935	2.066	2.042	2.822
s	0.145	0.191	0.123	0.168	0.205	0.167	0.031	0.117	0.101
64	3.196	3.448	3.145	3.584	3.118	3.431	2.307	2.501	3.380
s	0.136	0.193	0.123	0.135	0.183	0.169	0.089	0.171	0.072
66	5.166	4.705	4.005	4.736	4.377	4.995	3.323	3.680	4.766
s	0.207	0.220	0.131	0.128	0.114	0.204	0.129	0.213	0.179
67	1.077	0.947	0.794	0.902	0.810	1.012	0.550	0.706	0.861
s	0.038	0.079	0.072	0.066	0.067	0.093	0.029	0.092	0.088
69	0.997	1.059	0.917	1.049	0.987	1.120	0.779	0.828	1.056
s	0.091	0.075	0.046	0.069	0.093	0.083	0.042	0.060	0.084
71	1.344	1.831	1.244	1.473	1.226	1.555	0.980	1.061	1.380
s	0.146	0.152	0.185	0.199	0.141	0.178	0.066	0.167	0.170
72	0.997	0.984	0.751	1.066	0.935	0.994	0.540	0.711	1.006
s	0.091	0.103	0.066	0.070	0.063	0.065	0.061	0.080	0.083
73	1.386	1.339	1.162	1.359	1.284	1.397	0.991	1.047	1.355
s	0.052	0.071	0.041	0.059	0.054	0.059	0.047	0.050	0.069
74	0.820	0.832	0.623	0.842	0.824	0.863	0.635	0.568	0.916
s	0.044	0.057	0.041	0.054	0.069	0.066	0.034	0.039	0.057
75	0.904	0.885	0.647	0.894	0.869	0.880	0.630	0.630	0.971
s	0.054	0.058	0.040	0.049	0.061	0.054	0.033	0.039	0.051
76	1.156	1.086	0.954	1.151	1.058	1.132	0.898	0.904	1.171
s	0.040	0.061	0.025	0.050	0.048	0.040	0.039	0.044	0.046
77	0.814	0.798	0.593	0.815	0.810	0.821	0.635	0.574	0.916
s	0.047	0.059	0.046	0.051	0.065	0.067	0.037	0.034	0.062
78	0.863	0.819	0.609	0.811	0.820	0.844	0.631	0.603	0.898
s	0.048	0.052	0.052	0.053	0.062	0.064	0.054	0.040	0.056
79	0.968	0.928	0.840	0.940	0.881	0.938	0.775	0.793	0.987
s	0.046	0.061	0.038	0.040	0.047	0.049	0.060	0.044	0.054
80	0.705	0.653	0.504	0.662	0.681	0.681	0.507	0.497	0.754
s	0.029	0.038	0.040	0.048	0.062	0.045	0.023	0.042	0.059
81	0.597	0.586	0.428	0.526	0.526	0.580	0.377	0.421	0.580
s	0.035	0.061	0.040	0.063	0.050	0.053	0.042	0.037	0.049

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
82	0.785	0.787	0.613	0.813	0.799	0.790	0.533	0.539	0.810
s	0.065	0.097	0.055	0.072	0.061	0.064	0.063	0.072	0.070
83	0.303	0.315	0.266	0.350	0.320	0.303	0.225	0.238	0.338
s	0.036	0.040	0.030	0.054	0.023	0.042	0.043	0.048	0.027
85	1.880	1.554	1.405	1.715	1.579	1.585	1.092	1.210	1.559
s	0.112	0.127	0.102	0.137	0.132	0.149	0.056	0.108	0.101
86	2.026	1.763	1.526	1.989	1.810	1.824	1.284	1.335	1.815
s	0.115	0.130	0.066	0.147	0.097	0.141	0.064	0.098	0.090
87	0.562	0.678	0.508	0.659	0.650	0.702	0.515	0.457	0.686
s	0.042	0.064	0.048	0.053	0.060	0.087	0.040	0.038	0.058
88	1.125	1.130	0.906	1.154	1.061	1.122	0.885	0.771	1.157
s	0.054	0.092	0.058	0.065	0.063	0.093	0.060	0.064	0.060
89	0.417	0.389	0.315	0.423	0.426	0.360	0.304	0.287	0.417
s	0.043	0.037	0.035	0.043	0.038	0.046	0.043	0.035	0.036

D. *S. araneus*, *S. coronatus*, *S. granarius* and *S. samniticus*

After the first three PCAs all species are separated except the four morphologically very similar species treated by Hausser (1984). A PCA was made on all four species (Fig. 4b), another one on the three members of the *S. araneus/arcticus*-group (Fig. 4c), and finally discriminant PLS analyses were made between all the species, two and two at a time (Fig. 4d–f). The PCA on all four species showed rather good separation of all four species in the first component (Fig. 4b) (which explained 20.9 % of the variance), clear separation of *S. coronatus* in the second component (explaining 16.5 %) and separation of *S. araneus* and *S. coronatus* but not of the other two species in the third (explaining 5.9 %); the total variance explained was 43.3 %.

The PCA on *S. araneus*, *S. coronatus* and *S. granarius* showed good separation of all three species in the first (Fig. 4c) and third components, less so in the second. The components explained respectively 22.1 %, 13.3 % and 5.0 % of the variance, a total of 40.4 %. In this PCA some strong outliers occurred, one very strong outlier of *S. araneus* in the second and third projections was due to a measuring fault, but another *S. araneus* was separated among the *S. coronatus* in the third projection. This individual had a greater width and length of M^1 than other skulls of the same species (the differences were, however, very slight). Finally one *S. coronatus* was separated very clearly among the *S. araneus* in the first and third projections, due to a longer total length of the upper antemolars and larger height of the internal temporal fossa. In this last case the possibility of misidentification of the skull cannot be excluded.

Discriminant PLS analyses applicated on the different species, two and two at a time, showed good separation of all the species. The variance explained was 27.3 % for *S. araneus* — *S. coronatus* (Fig. 4d), 34.5 % for *S. araneus* — *S. granarius* (Fig.

4e), 35.7 % for *S. coronatus* — *S. granarius* (Fig. 4f), 37.2 % for *S. araneus* — *S. samniticus*, 22.8 % for *S. coronatus* — *S. samniticus* and 35.7 % for *S. granarius* — *S. samniticus*.

A discriminant PLS applicated on all four species simultaneously showed, however, nothing not already present in the PCAs, it explained a total of 43 % of the variance.

The characters separating the four species were mostly metric and in almost all cases the measurements were overlapping, which made identification in this group very difficult. *S. samniticus* has, however, a few distinct characters such as the shape of the upper incisor (Graf et al. 1979; this character was not included in the present measuring program) and the position of medial tines on the same tooth (Dannelid 1989). Also one difference that seemed fairly constant was that *S. samniticus* showed greater width over the trigonids on the lower molars than the other species. Apart from that all of these species were very similar. Statements on size differences refer to the mean values.

Characters separating *S. araneus* from:

a) *S. coronatus*: Condylobasal length shorter, upper antemolar toothrow longer, width and length of M^1 smaller. Mandible shorter and width and length of M_3 smaller, height of internal temporal fossa larger.

b) *S. granarius*: Overall larger measurements, especially the condylobasal length and the upper antemolar toothrow, lacrimal foramen placed a little more anteriorly.

c) *S. samniticus*: Condylobasal length larger, palatal length shorter, glenoid width shorter, width of molars (especially trigonid width of lower molars) smaller.

Characters separating *S. coronatus* from:

a) *S. granarius*: The same as those separating *S. araneus* from *S. granarius*.

b) *S. samniticus*: Condylobasal length larger, trigonid width of lower molars smaller.

Characters separating *S. granarius* from *S. samniticus*: Coronoid process lower, trigonid width of lower molars much smaller (overlapping very little).

Also by using several metric characters like condylobasal length, length of upper antemolar toothrow and length of first upper antemolar it was possible to build two groups, one consisting of larger forms (*S. araneus* and *S. coronatus*) and one consisting of smaller forms (*S. granarius* and *S. samniticus*). However, *S. coronatus* and *S. samniticus* had a greater palatal length than *S. araneus* and *S. granarius*. *S. samniticus* showed greater width between the M^2 than the other species. *S. araneus* clearly showed a greather height of the internal temporal fossa than the remaining species. *S. granarius* showed lesser height of the coronoid process than the other three species.

The characters mentioned are not all separating the different species but are those which, from the variable plots, appear to be most important. It must be remembered that since almost all measurements overlap it is a combination of characters, not the characters themselves, that separates the species. Hausser & Jammot (1974) found four characters by which it was possible to make a 95,3 % discrimination between *S. araneus* and *S. coronatus*, none of these characters was, however, included in the present study.

Discussion

The plots made a clear distinction between most of the *Sorex*-species analysed in this work. This is not, however, necessarily a phylogenetic distinction. It must be remembered that statistical methods applied on pure skull morphology may sometimes more reflect the overall similarity rather than the phylogeny, since it is hard to detect convergences and parallel evolutions with these methods. For example *S. caecutiens*, *S. minutissimus* and *S. minutus* were discriminated against the other species chiefly because of their smaller size. Increase and decrease in size, however, might have occurred many times in different *Sorex*-lineages.

If the plots should give good information they have to be compared with karyological and electrophoretical data. *S. alpinus* was the most isolated species according to the plots, and this is also the case according to electrophoresis (Catzeflis et al. 1982) and probably also to the karyotype (Meylan 1964). Apparently this species has got no close relatives in Europe (and probably nowhere else), it must be regarded as an old relic species.

In the case of *S. alpinus* all data point in one direction; this is, however, not the case with the second group separated in the plots, the smaller species *S. caecutiens*, *S. minutissimus* and *S. minutus*. They are separated chiefly because they are smaller; but within the group considerable size differences are present. Karyologically all belong to a "group" characterized by a chromosomal number of 42 or close to 42, but this group might not be a natural one. Electrophoretical results indicate that the three small species do not form a phylogenetic group (Catzeflis 1984, in his work *S. minutissimus* was not included). They are probably species with plesiomorphous chromosome characters (they lack the sex chromosome specialisations of the *S. araneus/arcticus*-group), but this also applies to *S. isodon* and *S. samniticus*.

Of the five remaining species, *S. isodon* was clearly separated from the others in the plots. Karyologically, *S. isodon* is most similar to *S. caecutiens*. It might well be argued that *S. isodon* and *S. caecutiens* are related and that the plot discriminance between them is due chiefly to size differences.

The four remaining species make up the troublesome part. They are all very similar morphologically and it is only possible to separate them chiefly by using a combination of characters. However, chromosomes and electrophoresis give another view: *S. araneus*, *S. coronatus* and *S. granarius* are closely related while *S. samniticus* remains very much apart. Hausser (1984) made statistical analyses of these four species using SPSS, using not only principal component and discriminant analyses as in this work, but also multiple regression and canonical correlation analyses. He also included geoclimatic variables which is outside the scope of this work. He stated convincingly that the morphological differences between the four species could be partly explained by habitat conditions but not by ecological shifts into new niches. His conclusion was that the "*araneus*"-niche was a highly successful one that allowed animals to exist for a long time morphologically unchanged. *S. samniticus* might thus be a remnant of earlier *Sorex*-occupants of this niche, or it might (less likely) be the result of an isolated Italian speciation into that niche.

A comparison between the karyological data, the electrophoretical data and the morphological data (as expressed in these plots) indicates that the phylogeny is more consistently reflected in the karyological and electrophoretical data, while the morphological data reflects both phylogenetic and ecological differences. In some cases (the position of *S. alpinus* and the close relationship of *S. araneus* — *S. coronatus* — *S. granarius*) the morphological results are in accordance with results achieved by cytological research and electrophoresis, in other cases not. In these cases the author suggests that similarities and differences in gross morphology should be regarded as the result of ecological adaptations.

Acknowledgements

I wish to thank the Swedish Museum of Natural History, Prof. Jacques Hausser, Lausanne and Prof. Seppo Sulkava, Oulu for giving me opportunity to study the material. I am grateful to Prof. Svante Wold, Umeå and Dr. Mikael Sjöström, Umeå for teaching me how to manage to work with parts of the SIMCA-package. I also wish to thank Prof. Bo Fernholm, Stockholm, Dr. Arne Dunberg, Stockholm, Prof. Jacques Hausser, Lausanne and Dr. Cornelis Neet, Lausanne for critical comments on the manuscript. For helping me with parts of the statistical graphics I also wish to thank Kjell Allestedt, Stockholm. Finally I am very much obliged to Ms. Bibbi Mayrhofer for the illustrations.

Zusammenfassung

Schädel von 9 Arten von Spitzmäusen der Gattung *Sorex* wurden mit Hilfe eines Bild-Analysators gemessen. Von jedem Schädel wurden 120 Messungen genommen. Diese wurden dann statistisch verarbeitet unter Verwendung multivariabler Analysenprogramme (SIMCA-package). Die Resultate zeigten deutliche Unterschiede zwischen allen Arten. Die morphologischen Ergebnisse werden mit Chromosomendaten und Elektrophoresebefunden verglichen und es wird diskutiert, inwieweit Unterschiede die Phylogenie widerspiegeln oder als Resultat ökologischer Anpassungsprozesse verstanden werden müssen.

References

Catzeflis, F. (1984): Systematique biochimique, taxonomie et phylogenie des musaraignes d'Europe (Soricidae, Mammalia). — Thesis, Universite de Lausanne, Faculte des Sciences.

—, J.-D. Graf, J. Hausser & P. Vogel (1982): Comparaison biochimique des musaraignes du genre *Sorex* en Europe occidentale (Soricidae, Mammalia). — Z. zool. Syst. Evol. Forsch. 20 (3): 223—233.

Dannelid, E. (1989): Medial tines on the upper incisors and other dental features used as identification characters in European shrews of the genus *Sorex* (Mammalia, Soricidae). — Z. Säugetierk. 54: 205—214.

Dolgov, V. A. (1967): Distribution and number of Palaearctic shrews. — Zool. Zh. 46: 1701—1712. (in Russian)

Fedyk, S. & E. Y. Ivanitskaya (1972): Chromosomes of Siberian shrews. — Acta theriol. 17: 475—492.

— & I. Michalak (1982): Banding patterns of chromosomes of the lesser shrew. — Acta theriol. 27: 61—70.

Graf, J.-D., J. Hausser, A. Farina & P. Vogel (1979): Confirmation du statut specifique de *Sorex samniticus* Altobello, 1926 (Mammalia, Insectivora). — Bonn. zool. Beitr. 30: 14—21.

Hausser, J. (1984): Genetic drift and selection: Their respective weights in the morphological and genetic differentiation of four species of shrews in Southern Europe (Insectivora, Soricidae). — Z. zool. Syst. EvolForsch. 22: 302—320.

— & D. Jammot (1974): Etude biometrique des machoires chez les *Sorex* du groupe *araneus* en Europe continentale (Mammalia, Insectivora). — Mammalia 38 (2): 324—343.

—, F. Catzeflis, A. Meylan & P. Vogel (1985): Speciation in the *Sorex araneus* complex (Mammalia, Insectivora). — Acta Zool. Fennica 170: 125—130.

Hoffmann, R. (1985): The correct name for the Palearctic brown or flat-skulled shrew is *Sorex roboratus*. — Proc. biol. Soc. Wash. 98: 17—28.

Honacki, J. H., K. E. Kinman & J. W. Koeppl (Eds) (1982): Mammal species of the world. — Allen Press & Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas, USA.

Ivanitskaya, E. Y., A. I. Kozlovsky, V. N. Orlov, Y. M. Kovalskaya & M. I. Baskevich (1986): New data on karyotypes of shrews (*Sorex*, Soricidae, Insectivora) in fauna of the USSR — Zool. Zh. 65: 1228—1236 (in Russian).

Joliffe, I. T. (1986): Principle Component Analysis. — Springer Verlag, New York.

Kozlovsky, A. I. (1971): Karyotypes and systematics of some populations of shrews usually classed with *Sorex arcticus* (Insectivora, Soricidae). — Zool. Zh. 50: 756—762 (in Russian).

Meylan, A. (1964): Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (Mammalia, Insectivora). — Rev. suisse. Zool. 71: 903—983.

SIMCA package (Sepanova AB, Östrandsvägen 14, Enskede, Sweden).

Ståhle, L. & S. Wold (1987): Partial least squares analysis with cross-validation for the two-class problem: A Monte Carlo study. — J. Chemometrics 1: 185—196.

— & — (1988): Multivariate data analysis and experimental design in biomedical research. — Progress in Medical Chemistry 25: 291—338.

Wold, S., C. Albano, W. J. Dunn III, K. Esbensen, S. Hellberg, E. Johansson & M. Sjöström (1983): Pattern recognition: Finding and using regularities in multivariate data. — In: Martens, H. & H. Russwurm jr.: Food research and data analysis. applied science publishers, London & New York.

—, —, —, —, —, —, W. Lindberg & M. Sjöström (1984): Modelling data tables by principal components and PLS: Class patterns and quantitative predictive relations. — Analysis 12: 477—485.

Erland Dannelid, Department of Zoology, University of Stockholm, S-106 91 Stockholm, Sweden.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 2	S. 157—162	Bonn, September 1990

On the biology of *Baloghella melis* Mahunka, 1963 (Acari: Acaridida: Glycyphagidae)

Eberhard Wurst & Thomas Pfister

Abstract. *Baloghella melis* (syn. *Melesodectes auricularis*) is a representative of the Glycyphagidae, the deutonymph of which is found in the external auditory meatus of badgers (*Meles meles*). We isolated the hypopi from the conchae of *Meles meles* and reared them up to the adults of the next generation. Besides the already known hypopi (motile hypopi) located in the external auditory meatus we obtained a different immovable type of deutonymph (inert hypopus), which had been unknown so far. In nest material from a badger's hole we found all developing stages of *Baloghella melis* including inert hypopi. In our opinion *B. melis* is not a parasite but a saprophagous nest-inhabitant feeding on shedded and decomposing tissue particles.

Key words. *Baloghella melis*, *Melesodectes auricularis*, *Meles meles*, inert hypopus.

Introduction

Mites of the family Glycyphagidae are in their majority nest-inhabitants of Marsupialia, Insectivora or Rodentia. Only a few species live in a broader range of biotops without contact to mammals (e. g. *Glycyphagus domesticus*, *Lepidoglyphus destructor*). Most of the species produce heteromorphous deutonymphs (hypopi) which serve for dispersion by phoresy or in other cases constitute an immovable permanent stage. *Baloghella melis* is the only representative of the Glycyphagidae, the deutonymph of which is typically found on Carnivora. There is also no corresponding case known so far of deutonymphs occuring in the external auditory meatus.

Previous Knowledge

Baloghella melis was described in 1963 by S. Mahunka. The mites were collected by the aid of a Berlese apparatus from nest material of a badger's hole. Fain & Lukoschus (1968) detected *B. melis* when they examined the external auditory meatus of badgers for *Psorergates* infestations. Not realising that the species was already known Fain & Lukoschus (1968) described it as *Melesodectes auricularis*. In the ears they found heteromorphous deutonymphs (hypopi), some tritonymphs having just developed from deutonymphs, and deutonymphs enclosing complete tritonymphs. The exact site of the mites could not be located, because the auditory meatus had been completely scraped out for examination. The hypopi were considered by the authors to live in deeper tissue layers and to come to the surface only to continue their development. In his work of phoretic deutonymphs on mammals Fain (1969) revised this earlier opinion. The hypopi were now thought to live exclusively in the earwax (cerumen).

Lukoschus, De Cock & Fain (1971) published an extensive work on the life cycle of *Baloghella melis*. Initial stages were again hypopi from the conchae of *Meles meles* (lactating females). The authors succeeded in rearing the mites to the protonymphal instar of the following generation. A combination of choncha, fatty tissue and muscular tissue was found to be the best rearing medium. Other mixtures which have been proved so far to be successful for rearing mites living in nests of small mammals were less suitable. Moreover hypopi were found in small skin lesions of the abdomen and inner side of the tighs and on thorax of a starved suckling. These findings induced Lukoschus et al. to conclude: "Failure of rearing mites on defined rearing media, fitted for most species of nest-inhabitant mites, suggests that *Melesodectes* is not a free-living nest-inhabitant, hypopi of which are phoretic on hosts for reaching new habitats, like *Xenoryctes krameri*, but a specialized monophageous parasite. Successful rearing only on epidermis and fat tissue of the host suggests that in field conditions free living stages also feed on debris of host tissues present within the nests only during lactation period." Males of *B. melis* have very enlarged legs II with opposable apophyses at femora and tibiae. According to Lukoschus et al. they are used for clasping the legs IV or III of females at copulation.

The aim of our examination was to improve the knowledge of *B. melis*. The main question was whether this species is in fact a parasite as assumed by all authors who expressed their opinion on this case or a saprophagous nest-inhabitant.

Material and Methods

Conchae of *Meles meles* (1 ♀, 7. 4. 1989, Spraitbach near Schwäbisch Gmünd, SW-Germany; 1 ♂, 4. 5. 1989, Welzheim near Schwäbisch Gmünd) with hypopi of *B. melis*. Nest material from a badger's hole (3. 9. 1989, Täferrot near Schwäbisch Gmünd).

The mites were reared in little vessels containing conchae and some yeast at moderate humidity. The behaviour of the mites was observed with a Zeiss stereomicroscope (16x, 40x). Whole mounts in Hoyer's medium were made from all developing stages. Nest material was examined for the evidence of *B. melis*.

Results

In resected conchae we never found deutonymphs burrowing in the tissue. The mites were located on the skin surface or were embedded in the earwax. In contrast to Lukoschus et al. (1971) we succeeded in rearing the hypopi up to the adults of the next generation. But we obtained only a few females and no males. In this case the protonymphs developed directly into tritonymphs (fig. 1). The mites fed predominantly on the surface of the putrifying conchae. At microscopic examination their gut contained besides fungus spores a brownish substance resembling in its colour the decomposing tissue of the conchae. Besides the already known hypopi (motile hypopi) located in the external auditory meatus of *Meles meles* we obtained a different immovable type of deutonymph (inert hypopus) (fig. 2). In this type all extremities are completely reduced. Instead of the first and second pairs of legs there are only four little protuberances each accompanied by a sensory bristle laterally. This inert hypopus remains in the protonymphal exuviae (fig. 3). In the nest material which had been removed from the hole by the badgers themselves we found all developing stages of *B. melis*. Among deutonymphs the immovable type occured in very high numbers. Gut contents consisted again of a brownish matter mixed with fungus spores and hyphae. In the nest material mites could be kept for weeks. At copulation the male climbs onto the female while the gnathosomata of both sexes

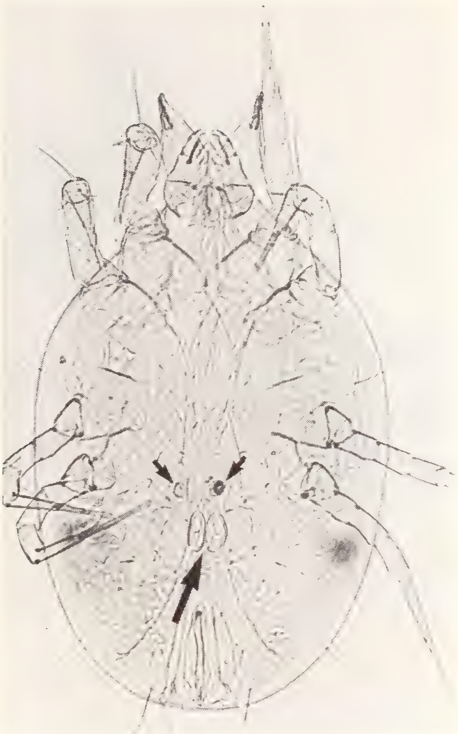


Fig. 1: Developing tritonymph within protonymph. Small arrows: genital suckers of protonymph. Large arrow: genital suckers of tritonymph.

point at the same direction. In contrast to Lukoschus et al. (1971) it was never observed in copulating pairs that a male clasps with its legs II the legs IV or III of a female. This is anatomically not possible because the male is too small for doing this. Males already mount female tritonymphs. Even during torpor and subsequent hatching they do not leave the female tritonymphs.

Discussion

All observations and rearing experiments lead to the conclusion that *Baloghella melis* is not a parasite but a saprophagous nest-inhabitant feeding on shedded and decomposing tissue particles.

The distribution of *B. melis* is guaranteed by the motile hypopus which migrates into the external auditory meatus and in this way gets into other badger's holes. The inert hypopus constitutes a permanent stage which has to bridge bad living conditions. Probably the formation of deutonymphs is provoked by deficiency of nourishment. Perhaps this was the cause for the failure of Lukoschus et al. to exceed the protonymphal stage in their rearing experiments. Some of the protonymphs which they thought to be dead supposedly contained inerthypopi. We have not examined the reasons for the formation of either inert or motile hypopi.

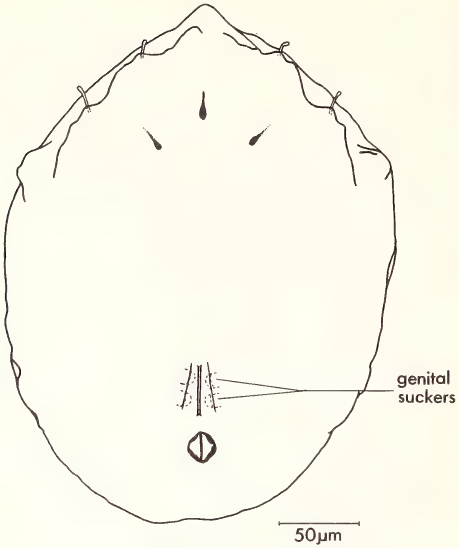


Fig. 2: Deutonymph (inert form) of *Baloghella melis*, ventral view.

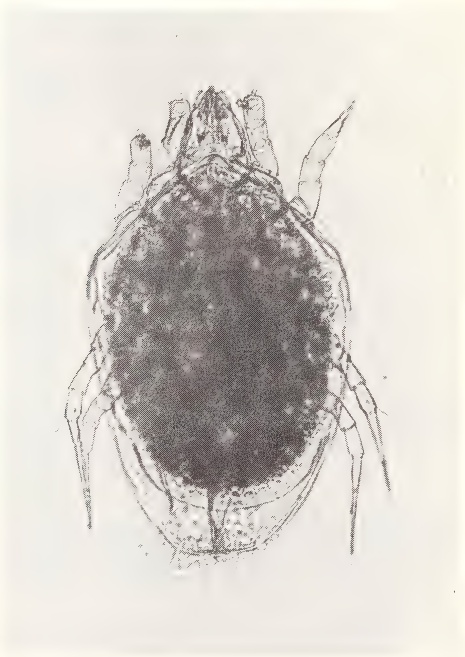


Fig. 3: Inert hypopus within protonymphal exuviae. The interior of the hypopus appears dark because of highly condensed reserve substances.

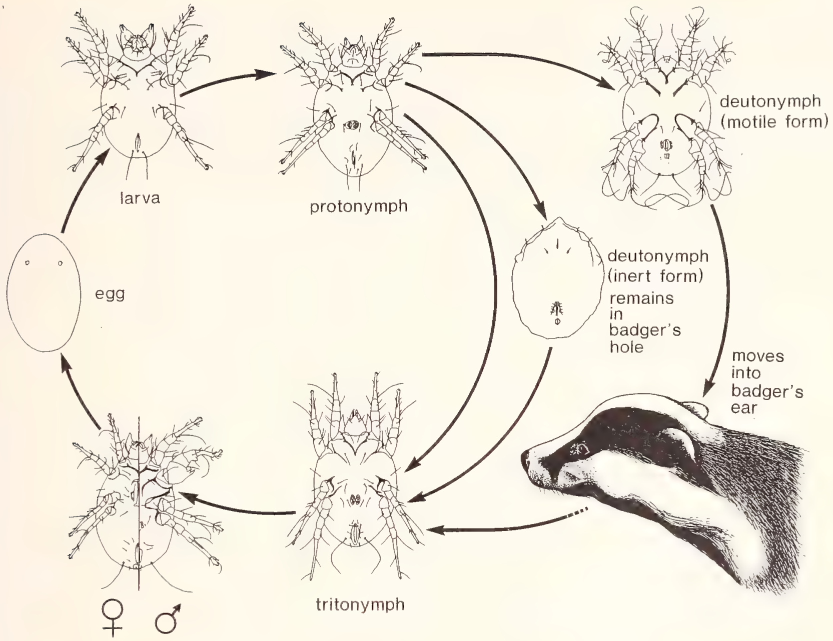


Fig. 4: The life cycle of *Baloghella melis.*

According to our findings it is very unlikely that motile hypopi in the conchae are feeding through the body surface. Newly hatched motile hypopi were of the same size as the motile hypopi from badger's ears. We never found "shrunken" motile hypopi which are typical of species feeding during the deutonymphal phase which is an obligatory stage in these cases (e. g. *Hypodectes propus*, *Apodemopus apodemi*).

At copulation with a female or a female tritonymph the male is secured against slipping off by the strong broadening of the membranous part of the pretarsi. The pretarsi of females are formed normally. Analogous formations also occur in males of other proconiugati (sensu Samsinak 1971), e. g. in *Dermacarus sciurinus* (Glycyphagidae) or *Sennertia cerambycina* (Chaetodactylidae). We are not able to explain the function of the strongly enlarged legs II with apophyses in males of *B. melis* but it has to be considered that there are a lot of free-living Astigmata (e. g. *Acarus*, *Rhizoglyphus*, *Caloglyphus*, *Schwiebea*) of which the males also have hypertrophic legs with unknown function.

The formation of two types of heteromorphous deutonymphs was only known in some *Chaetodactylus* spp. so far (Krombein 1962, Baker 1962). *Chaetodactylus* spp. live in nests of megachilid bees (mainly *Osmia* spp.) and feed on pollen and nectar stored as food for the bee larvae. The motile hypopi of *Chaetodactylus* spp. attach to the hatching bees and leave the nest. The inert hypopi remain in the nest. As the nests are repeatedly used by the same species the inert hypopi constitute a second possibility for guaranteeing propagation.

Among the Glycyphagidae inert hypopi were recorded only from *Lepidoglyphus destructor* and *Glycyphagus domesticus* so far. In these species a motile hypopus was never found. The inert hypopus of *B. melis* is very similar to that of *Glycyphagus domesticus* which is also lacking the legs completely. In the inert hypopus of *Lepidoglyphus destructor* legs are still present but strongly simplified.

The so-called genital suckers are permanent even in the most advanced forms of reduction of hypopi. This fact supports the assumption of Alberti (1979) that the genital suckers are in fact an organ for water balance. The development of every hypopus to the tritonymph is accompanied by a strong enlargement of body volume only explicable by water intake. Probably the water is transported through the "genital suckers".

Zusammenfassung

Baloghella melis (syn. *Melesodectes auricularis*) ist ein Vertreter der Familie Glycyphagidae, dessen Deutonymphe (Hypopus) in den Gehörgängen des Dachses (*Meles meles*) vorkommt. Ausgehend von den Hypopi aus Gehörgängen von Dachsen, gelang es, die Milben bis zu Adulti der nächsten Generation zu züchten. Neben den bereits bekannten Hypopi (Wandernymphen) lieferten die Zuchten noch eine zweite, unbewegliche Hypopus-Form (Dauernymphe), die bisher unbekannt war. Bei der Untersuchung von Nestmaterial aus einem Dachsbau konnten alle Entwicklungsstadien von *B. melis* gefunden werden, einschließlich der Dauernymphe. Aus diesen Befunden wird gefolgert, daß *B. melis* nicht, wie bisher angenommen, ein Parasit, sondern ein saprophager Nestmitbewohner ist.

References

Alberti, G. (1979): Fine structure and probable function of genital papillae and Claparede organs of Actinotrichida. — Recent Advances in Acarology, Vol. II, ed. by J. G. Rodriguez, Academic Press, N. Y., San Francisco, London: 501—507.

Baker, E. W. (1962): Natural History of Plummers Island, Maryland. XV. Descriptions of the stages of *Chaetodactylus krombeini*, new species, a mite associated with the bee, *Osmia lignaria* Say (Acarina: Chaetodactylidae). — Proc. Biol. Soc. Wash. 75: 227—236.

Fain, A. (1969): Les deutonymphes hypopiales vivant en association phoretique sur les mammiferes (Acarina: Sarcoptiformes). — Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. 45: 1—262.

— & F. Lukoschus (1968): Une nouvelle deutonymphe heteromorphe (hypope) parasite du Blaireau (*Meles meles*) en Hollande (Acarina: Sarcoptiformes). — Rev. Zool. Bot. Afr. 78: 175—182.

Krombein, K. V. (1962): Natural history of Plummers Island, Maryland. XVI. Biological notes on *Chaetodactylus krombeini* Baker, a parasitic mite of the megachilid bee, *Osmia* (*Osmia*) *lignaria* Say (Acarina: Chaetodactylidae). — Proc. Biol. Soc. Wash. 75: 237—250.

Lukoschus, F. S., A. W. A. M. De Cock & A. Fain (1971): Life cycle of *Melesodectes auricularis* Fain & Lukoschus (Glycyphagidae, Sarcoptiformes). — Tijdschr. Entomol. 114: 174—183.

Mahunka, S. (1963): Beiträge zur Kenntnis der Milbenfauna (Acari) von Säugetiernestern. — Acta Zool. Acad. Scient. Hung. 9: 355—372.

Samsinak, K. (1971): Die auf *Carabus*-Arten (Coleoptera, Adephaga) der palaearktischen Region lebenden Milben der Unterordnung Acariformes (Acari); ihre Taxonomie und Bedeutung für die Lösung zoogeographischer, entwicklungsgeschichtlicher und parasitophyletischer Fragen. — Entomol. Abh. 38: 145—234.

Eberhard Wurst, Thomas Pfister, Abt. Parasitologie, Universität Hohenheim, D-7000 Stuttgart, Federal Republik of Germany.

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&“ an Stelle von „und”. Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.
— & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321—335.
Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — Am. Mus. Novit. 2821: 1—25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

[English version in the next number]

Bonner zoologische Beiträge
Band 41, Heft 2, 1990

INHALT

The morphology of the syrinx in the Charadriiformes (Aves): Possible phylogenetic implications
C. Brown & D. Ward 95

Variation the Cinnamon-breasted Warbler of the South West Arid Zone of the Afrotropics
P. A. Clancey 109

Kleine Säugetiere aus römischen Brunnen des Legionslagers Oberaden, Bergkamen
J. Niethammer & H. Gemmeke 113

Geographic variation in *Microtus nivalis* (Martins, 1842) from Austria and Yugoslavia
B. Kryštufek 121

Principal component and PLS discriminant analyses applied on skulls of European shrews of the genus *Sorex* (Mammalia: Soricidae)
E. Dannelid 141

On the biology of *Baloghella melis* Mahunka, 1963 (Acari: Acaridida: Glycyphagidae)
E. Wurst & Th. Pfister 157

ZZ

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
MAR 0 7 1991
LIBRARIES

Band 41, Heft 3–4, 1990 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 3-4	S. 163—169	Bonn, Dezember 1990

Species, class and individual characteristics in the African Wattled Starling, *Creatophora cinerea*

Walter A. Sontag jr.

Abstract. Variation in head characters, wing colouring, ecological adaptations, the social system, and subtle behaviour was studied in the social Wattled Starling, *Creatophora cinerea*. The studied characters were attributed to four distinct classes of characters (character groups). Under captive conditions great individual variation was found in head characters, wing colouring and behaviour. The variety of existing "social niches" might be occupied by means of the marked variation in behaviour and appearance and their potential interdependence.

Key words. *Creatophora cinerea*, stable species characters, periodically changing species characters, class characters, individual variation.

Introduction

The Wattled Starling, *Creatophora cinerea* (Meuschen, 1787), is distributed in savannah habitats from southwestern Africa, over South Africa, and East Africa to Ethiopia, and sometimes even arrives at the Arabian peninsula (Hall & Moreau 1970). An outstanding feature of the species is the high degree of individual variation in external appearance: head characters and wing colouring are highly variable (cf. Sontag 1983).

Wattled Starlings are extremely social (Liversidge 1961). Outside the breeding season, they wander around nomadically forming swarms of different size. During the breeding season, they set up big colonies of differing size. The breeding colonies are divided into sub-units.

So a broad variation is found in external characters, as briefly shown previously (Sontag 1985), as well as in ecological adaptations and social system. Subsequently, the extent and (possible) rules of variation on these different biological levels will be outlined. Moreover, I was searching for evidence for the assumption if a number of behavioural elements were restricted to particular individuals and/or a high degree of variation in the occurrence of and within given behavioural elements corresponding to the marked variation on the other biological levels. In detail I observed subtle behaviour in individuals kept in aviaries. Under these conditions data on head and wing variation could easily be gathered.

The variability of biological characters was analyzed from four perspectives according to four character groups:

(1) stable species characters,
(2) periodically changing species characters,
(3) characters typical of certain classes of individuals,
(4) characteristics typical of specific individuals.

Study animals

The investigation was started at Frankfurt/Main Zoo, where Wattled Starlings were bred and reared in considerable numbers. For more detailed observations several groups of Wattled Starlings were kept in spacious aviaries in three different places (University of Mainz; Mainz Municipal Park; garden-aviary near Mainz). The study lasted for over ten years.

Character groups

1. Stable species characters

These characters are found in all individuals that are independent of parental feeding.

External appearence. The rump feathers form a conspicuous white patch contrasting with the surrounding feathers. During flight the rump patch is visible. — The eye and the bill axis lie in a straight line; the chin-parts have a concave profile.

Social aspects. Outside the breeding-period Wattled Starlings form flocks and wander around nomadically (Liversidge 1961). Another typical feature of *Creatophora* is communal roosting in large numbers as known in other starlings.

Behavioural patterns. Basic motor patterns (e. g. stretching patterns, bathing elements. etc.) are found in all individuals. This includes open-bill probing, a behaviour that the bill-eye-area is morphologically adapted to (see above).

The absence of various social behaviour patterns found in other Sturnidae (cf. Rowan 1955, Sontag 1983) is characteristic of *Creatophora*: I have never seen pair-feeding, billing, allo-preening and duetting.

2. Periodically changing species characters

External appearance. Regardless of great variation in detail a change between relatively uniform "non-breeding plumage" and a "nuptial plumage" occurs in all individuals.

Social aspects and breeding. Wattled Starlings either breed "seasonally" in relatively small colonies of up to 400 nests, or "opportunistically" in case of mass reproduction of locusts, in enormous colonies of thousands of individuals (Liversidge 1961). Opportunistic colonies tend to be unstable and may be deserted if the food supply fails (McLachlan & Liversidge 1970). Depending on food supply, clutch size differs (Hoesch & Niethammer 1940).

3. Class characters

Most characters can be attributed to this section of characters. Classes can be distinguished according to sex, age and the way of nesting.

External appearance: head. In the "non-breeding plumage" the head is feathered except for two naked areas on each side, i. e. a yellow temporal and a black chin stripe (Fig. 1 a). The "nuptial plumage" varies considerably influenced by age, and sex. The feathers on the head can be missing, to a varying extent, showing black and yellow skin areas respectively. On the forehead 1—2 wartlike appendages may appear. The chin stripes can develop into wattles of varying size which, in the extreme, form one

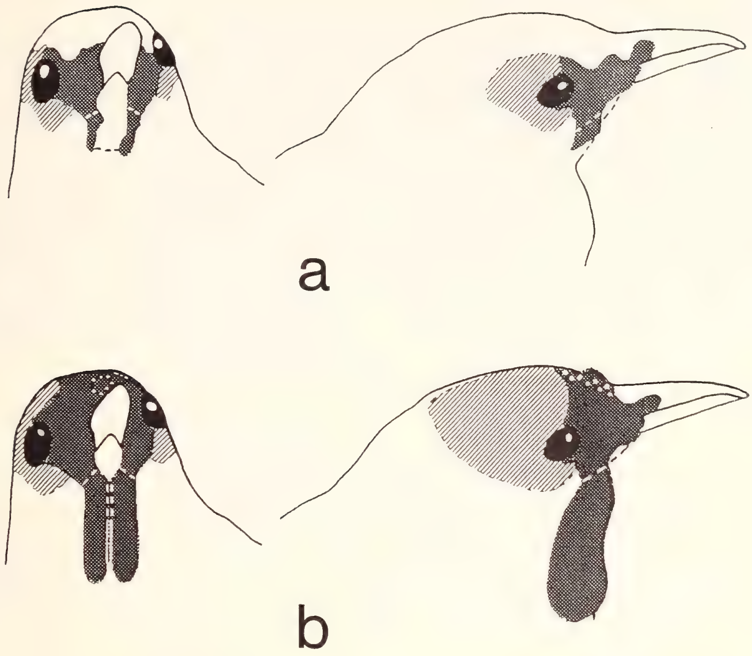


Fig. 1: a: "Non-breeding plumage" of a ♂. b: "Nuptial plumage" or "breeding plumage" (at maximum) of the same ♂. Stippled areas: featherless black zones. Hatched areas: featherless yellow zones. For more details see text.

large wattle (Fig. 1b). ♀ get breeding plumage characters on the head later in their lives than ♂, and to a smaller extent than the latter.

External appearance: wings. Wing colouring and wing markings differ considerably (e. g. Fig. 2a, b). The individual patterning of the alula and upper wing-coverts is strongly influenced by age and sex. The greater covert feathers vary in colour from blackish to white and may even be nonuniform. ♂ get light feathers at an earlier age and more extensively than ♀.

Nesting habits. Several kinds of nesting are observed. Wattled Starlings breed either in single nests, or in nesting communities that are composed of 2—8 nests (Liversidge 1961). Each nest is occupied by one pair of birds. Moreover, three types of non-breeding nests have been found: "play nests" (own obs.), ♂-nests, and non-breeding nests in breeding colonies (Liversidge 1961). The role of these nests and classes of individuals that build these nests have not been fully understood yet. Perhaps relatively young individuals having no mate tend to build "play nests", yearlings may construct non-breeding nests in the colony.

Behavioural patterns: male. ♂ produce "undirected" (i. e. not-♀-addressed) songs accompanied by wing-waving.

Courting ♂ show three different types of display. First they present themselves laterally to the ♀; this courting type is followed by a frontal display. When the sexes

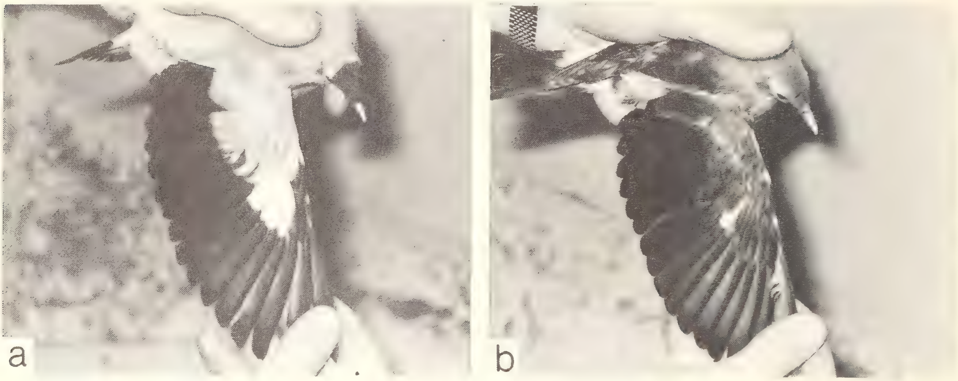


Fig. 2: Right wings of two individuals. a: wing of a ♂. b: wing of a ♀.

are synchronized the ♂-display is modified (Sontag i. prep.). All display types include singing and visual components. The ♂ conspicuously presents the wing and (part of) its marking(s) to the ♀. After the copulation the ♂ again displays the wing-marking(s), straightens up, puffs up the breast plumage, and presses the wings to his body like in vultures. The wings seem edged and markedly length-folded.

Behavioural patterns: female. ♀-specific behaviour is obvious on four functional levels: rejection of courting ♂, sexual courting for ♂ (see Fig. 3; Sontag i. prep.), approaching the (potential) mate, and soliciting behaviour. ♀ approaching the (potential) mate land close to him and immediately spread the wings from the body ("spread-eagle posture"). The soliciting posture is characterized by intense tail-shaking; hereby the rectrices appear to be fanned.

♀ are able to sing, but their songs do not achieve the quality of full ♂-songs. Depending on their age ♀ behaved differently while singing: old ♀ waved their wings, young individuals did not.

4. Individual characteristics

External appearance. Head: There is enormous variation, because a lot of modifications and intermediate stages of the breeding-dress actually occur. — *Wings*: Both remiges and feathers of the alula and coverts are subject to marked individual variation in colour (e. g. grey, white, brown; see Fig. 2a, b).

Social relations. Selective sexual attraction was observed between certain individuals.

Behavioural patterns. Individual variation in "self-related" behaviour was observed in different respects: (1) quantity of a behaviour (i. e. sun-bathing), (2) extraordinary use of behaviour commonly exhibited in a different context (i. e. open-bill probing of a ♂ in his own rectrices), (3) a missing behaviour being intraspecifically widespread (i. e. anting).

Marked individual variation in socially relevant behaviour was observed:
(1) 6—7 behaviour patterns were only found in particular individuals, i. e.
(a) pre-flight wing-flaps on the perch;

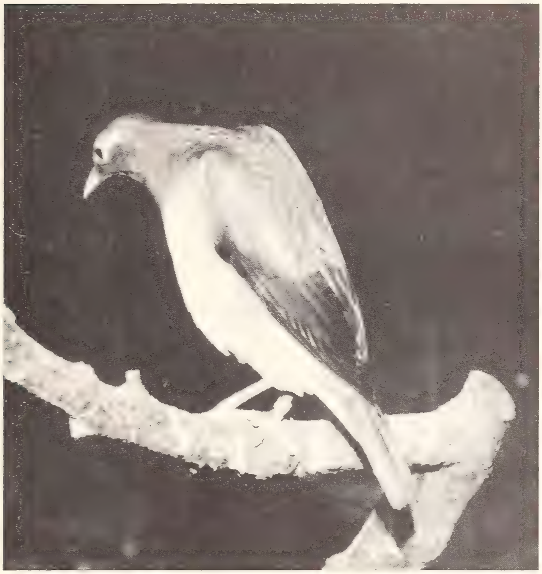


Fig. 3: A sexually courting ♀ is performing a specific "vulture posture". The wings are pressed to the body parts.

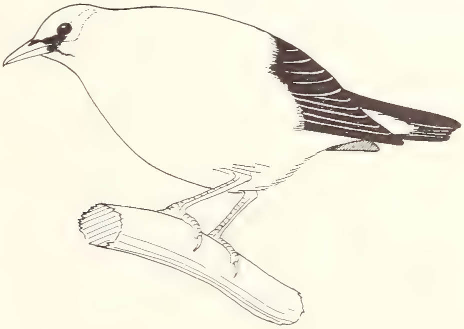


Fig. 4: ♀ Red-Ring exhibiting a sexual behavioural pattern, the "thrush posture". This behaviour was typical of this particular ♀. It has the same function as the posture to be seen in Fig. 3.

(b) excitation flights;
(c) sun-bathing with partial wing-spreading;
(d) "hesitating approach intention display" of a dominating ♂;
(e) a sexual refusal pattern in a ♀;
(f) when sexually courting for a ♂, a ♀ performed a display which can adequately be named as "thrush posture" (Fig. 4) and which had the function of usual female courting patterns (cf. Fig. 3);
(g) wing-quivering behaviour of an inferior ♀.

(2) Inter-individual differences were also present within given behaviour patterns, i. e. in wing waving of singing ♂, courting of ♂ (see 3.), a male pose after pairing (cf. 3.), and sexual courting of ♀ (Sontag i. prep.).

Discussion

Obviously, the breeding and nesting behaviour of Wattled Starlings is subject to considerable variation (e. g. Liversidge 1961). Thus a lot of possible "social niches" are offered to the individuals during life-time. Correspondingly conspicuous morphological qualities, i. e. head characters and wing colouring show strong variation as pointed out above. Wattled Starlings exhibit many different expressive behaviour patterns (own obs.); additionally pronounced variation is found in social behaviour. Further inter-individual differences are expected to include quantitative aspects of agonistic behaviour (cf. Sontag 1983). In interaction with the conspicuous morphological markings of high variability, varied behavioural patterns could be a means by which individuals occupy the great variety of different "social niches" that have actually been described within the social organization, the latter being modified by ecological conditions viz. constraints. Thus the four biological levels the significance of which was documented for *Creatophora* largely determine the frame of the "social niches". Although individual differences suggest the importance of genetic factors for occupying a defined "social niche", the subsequent example clearly hints at other factors that might also exert a strong impact (e. g. group members) on an individual's role: A ♀ continually showed signs of a specific conflict position within the group, expressed by head plumage ruffling, restless (locomotory) motions, and changes between ♂ and ♀ behaviour; she was seen to perform displacement-preening, attempts of reversed copulatory behaviour with one particular ♂, and "courtship singing".

Acknowledgements

I thank Univ.-Doz. Dr. M. A. Fischer and Mag. I. Krisai for useful comments on the manuscript and help with correcting the English, an anonymous referee for constructive criticism on an earlier version, and Univ.-Doz. W. M. Schleidt for encouragement and providing research facilities. Financial support was provided by the Austrian Science Foundation FWF.

Zusammenfassung

Die Variation morphologischer und feinethologischer Merkmale sowie ökologischer und sozialer Anpassungen wurde beim Lappenstar *Creatophora cinerea*, einem hochsozialen Sturniden, and Hand eingehender Langzeit-Untersuchungen und unter Nutzung vorliegender Literatur untersucht. Gemäß ihrer innerartlichen Verbreitung wurden die Merkmale vier Merkmalsklassen zugewiesen: 1. den beständigen, 2. den periodisch wechselnden Artmerkmalen, 3. den Klassenmerkmalen (Zuordnung nach Geschlecht, Alter, Nesttyp), 4. den individuellen Eigenheiten. Beständige Artmerkmale sind weißes Bürzelgefieder („Bürzelspiegel"), die Hohlkehle im Bereich von Schnabelwurzel bis Augenpartie, das Formieren zu Schwärmen, das Nächtigen in großen Schlafgesellschaften und Gebrauchshandlungen, wie z. B. das Zirkeln. Die Aufeinanderfolge von Schlicht- und „Pracht"-Kleid sowie die Fortpflanzung in ökologisch bedingt verschieden großen Brutkolonien sind den periodischem Wechsel unterliegenden

Artmerkmalen zuzuordnen. Geschlechts- und altersbedingte Unterschiede bestehen im Erscheinungsbild des Kopfes und in der Farbgebung der Flügel. Andere Klassenunterschiede ergeben sich aus dem Auftreten verschiedener Nesttypen (Einzelnester; Nester in „Nestergemeinschaften"; „Spielnester"; ♂-Nester; „Nicht-Brut-Nester"). Geschlechtsspezifisches Verhalten wird behandelt. Altersbedingt treten im optischen Ausdrucksverhalten der ♀ beim Singen Unterschiede auf. Auffallend sind die drastischen individuellen Unterschiede im Habitus (Kopf, Flügel), in der Wahl des Geschlechtspartners und bei „selbst-bezogenen" Verhaltensweisen. Mehrere sozial relevante Verhaltensweisen waren auf bestimmte Individuen beschränkt, bei anderen Ausdrucksweisen wurde individuelle Variation festgestellt. Dies wird interpretiert als deutlicher Hinweis auf Anpassungen an die große Zahl „sozialer Nischen", die in dem vermutlich durch die ökologische Spezialisierung bedingten komplizierten Sozialsystem des Lappenstars möglich sind.

References

Hall, B. P. & R. E. Moreau (1970): An atlas of speciation in African passerine birds. — Trustees of the British Museum (Nat. Hist.), London.

Hoesch, W. & G. Niethammer (1940): Die Vogelwelt Deutsch-Südwestafrikas, namentlich des Damara- und Namalandes. — J. Orn. 88; Sonderheft.

Liversidge, R. (1961): The Wattled Starling (*Creatophora cinerea*) (Meuschen). — Ann. Cape Prov. Mus. 1: 71—80.

McLachlan, G. R. & R. Liversidge (1970): Roberts birds of South Africa. — Cape Town: Central News Agency.

Rowan, M. K. (1955): The breeding biology and behaviour of the Red-winged Starling *Onychognathus morio*. — Ibis 97: 663—705.

Sontag, W. A., jr. (1983): Untersuchungen zur Soziologie des Lappenstars *Creatophora cinerea* (Meuschen, 1787) und ein Vergleich mit anderen Starenarten (Sturnidae). — Inaug.-Diss., Univ. Mainz.

— (1985): Die morphologischen Besonderheiten am Kopf des Lappenstars *Creatophora cinerea* (Meuschen) und ihre biologische Funktion. — Proc. Inf. Symp. Afr. Vertebr. Bonn, pp. 395—406.

Walter A. Sontag, jr., Institut für Vergleichende Verhaltensforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Savoyenstraße 1a, A-1160 Wien, Austria.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 3-4	S. 171—179	Bonn, Dezember 1990

Die Waldohreule (*Asio otus*) in Ägypten

Johannes Handwerk

Abstract. First summer observations and breeding evidence of Long-eared Owls (*Asio otus*) from the Nile Valley in Egypt are given. Analysis of pellets from Egypt proved that the average prey-weight is somewhat similar to that of Middle Europe but far less than in Long-eared Owls (*Asio* (*otus*) *abyssinicus*) from Ethiopia.

Key words. Aves, Strigidae, *Asio*, Egypt, first breeding record, analysis of pellets, average prey weight.

Einleitung

Die Waldohreule (*Asio otus*) wurde bisher für Ägypten als seltener paläarktischer Wintergast eingestuft (Hollom et al. 1988, Fry et al. 1988) mit weitgehender Beschränkung auf das Nildelta (Goodman & Meininger 1989). Einzelbeobachtungen sind auch aus der Umgebung von Kairo, Dahshur, Abu Simbel und vom Sinai bekannt (Goodman & Meininger 1989).

In Nordafrika wurden Waldohreulen als Brutvögel bisher in Marokko, Algerien und Tunesien — und in Vorderasien in Israel, Libanon, Syrien, der Türkei und auf Zypern nachgewiesen (Glutz & Bauer 1980, Fry et al. 1988, Hollom et al. 1988).

Die südlich der Sahara brütenden afrikanischen Waldohreulen sind größer und dunkler als die holarktischen (Glutz & Bauer 1980). Während Yalden (1973) und Walters (1980) den abessinischen Waldohreulen (*Asio abyssinicus* Guérin-Meneville) Artstatus zuerkennen, werden sie in Glutz & Bauer (1980) als Subspezies (*Asio otus abyssinicus*) betrachtet.

Die einzige dokumentierte Sommerbeobachtung von *Asio otus* in Ägypten (1 Totfund) stammt von Sherif M. Baha El Din vom 3. July 1983 nahe Ismailiya (Goodman & Meininger 1989).

Material und Methoden

In den Jahren 1986—1988 wurden im Kulturland des Niltales in Ägypten im Rahmen eines Forschungsprojektes Kartierungen von Greifvögeln und Eulen nach der Linientaxierungsmethode durchgeführt.

Alle unten aufgelisteten Beobachtungen von Waldohreulen gelangen an drei Lokalitäten, eine in Mittelägypten und zwei im Delta. Mit Ausnahme von Beobachtung (5), die während eines Kurzaufenthaltes in Alexandria gemacht wurde, erfolgten die übrigen in meinen Untersuchungsgebieten hauptsächlich während der Kartierungsgänge.

Ortsbeschreibungen

Mittelägypten

Kulturland des Niltales im Regierungsbezirk Beni Suef, Kreis Busch (Nasr) nahe der Ortschaft El Riyad, ca. 4,5 km westlich des Nils. An dieser Stelle durchziehen Wassergräben, die von Reihen dichtstehender, alter und hoher Bäume (*Phönix dactylifera*, *Eucalyptus* spec., *Casuarina* spec.) gesäumt werden, die Feldflur. In den Kulturflächen befinden sich Baumgruppen

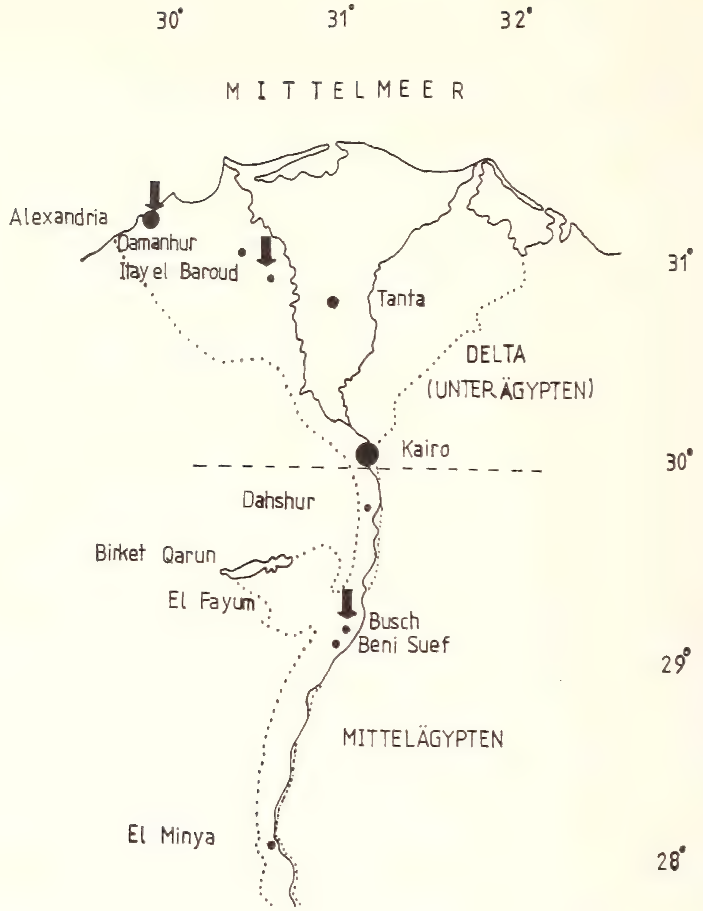

30°
31°
32°
MITTELMEER
Alexandria
Damanhur
Itay el Baroud
Tanta
DELTA
(UNTERÄGYPTEN)
Kairo
Dahshur
Birket Qarun
El Fayum
Busch
Beni Suef
MITTELÄGYPTEN
El Minya
31°
30°
29°
28°

Abb. 1: Das nördliche Niltal in Ägypten. Pfeil: Beobachtungsgebiete. Durchgezogen: Flußverlauf des Nils, der beiden Seitenarme, die Uferbegrenzung des Qarunsees in El Fayum und der Küstenverlauf am Mittelmeer. Punktiert: Grenzen des Kulturlandes. Zahlen am Rand: Längen- und Breitengrade.

(meist *Phönix*), die bisweilen geschlossene Bestände bilden. Der Beobachtungsort liegt 850 m nordöstlich der Ortsmitte von El Riyad und 200 m südlich des Gehöftes Ali Pascha Hilmi (Beobachtungen 1 bis 4).

Delta
Kleiner geschlossener Kiefernforst (*Pinus* sp.) im Park des Montasa Palastes am Nordostrand von Alexandria unmittelbar an der Küste des Mittelmeeres gelegen (Beobachtung 5).

Obstplantage unweit der Kreishauptstadt Itay El Baroud im westlichen Nildelta zwischen Tanta und Damanhur. Die Pflanzung liegt 300 m westlich des Dorfes Abd El Hamid Qarqura und 750 m nördlich vom Itay El Baroud Kanal (Drain). Sie wird von einer Baumreihe (Kasuarinen, Trauerweiden (*Salix* sp.) umgeben und besitzt im Inneren teils dickichtartige Bestände. An zwei Seiten verlaufen Wasserkanäle, am Südrand liegt ein Gehöft (Beobachtungen 6—8).

Gewöllanalysen

Bei El Riyad in Mittelägypten und bei Qarqura im Delta wurden insgesamt 582 Gewölle von *Asio otus* gesammelt, die zum Teil vermessen werden konnten. Die Identifizierung der Inhalte stützte sich bei Säugern vorwiegend auf Schädelfragmente, besonders auf Kieferknochen und Zähne, bei Vögeln auf Ober- und Unterschnäbel, Becken- und Oberarmknochen.

Der Anteil der Arten am Gesamtinhalt der Gewölle wird a) numerisch in Stückzahlanteilen und b) als Biomasse in Gewichtsanteilen ausgedrückt.

Ergebnisse

Beobachtungen im Feld

Mittelägypten

(1) Entlang eines Wassergrabens konnten am 15. 3. 1987 unter Bäumen (Dattelpalmen, Kasuarinen, Eukalyptus) 266 Waldohreulengewölle gesammelt werden.

(2) An gleicher Stelle saßen am 19. 6. 1987 3 Waldohreulen in Kasuarinen. Ein Vogel hatte lange, zwei nur kurze Federohren. Unter den Einstandbäumen fielen zahlreiche Kotspritzer auf. Hier wurden 52 Waldohreulengewölle gesammelt, die diesmal nicht so gehäuft, sondern über mehrere Stellen verteilt lagen.

(3) Wiederum an gleichem Ort lagen am 3. 9. 1987 unter Dattelpalmen und Kasuarinen neben 1 Handschwinge (*Asio otus*) noch 23 Gewölle der Waldohreule. In der vorangegangenen Nacht waren Rufe von Steinkauz und Schleiereule zu hören, die beide hier brüteten.

(4) In einem Eukalyptusbaum hielten sich am 1. 12. 1988 mindestens 10 Waldohreulen auf. Unter dem Baum und unter weiteren in der Nähe befindlichen Eukalyptus, Kasuarinen und Dattelpalmen fanden sich 230 Gewölle. Der Großteil davon lag auf dem Boden eines angrenzenden Kleefeldes unter den frischen grünen Kleepflanzen. Das Feld wurde nach Aussage des Bauern vor 2 Monaten bestellt (±1. 10. 1988), was das Alter der Gewölle auf maximal 2 Monate begrenzt.

Delta

(5) Am 23. 4. 1987 war in der Abenddämmerung lautes, regelmäßig wiederholtes Fiepen von Jungeulen aus einem Kiefernbestand zu hören. In einem der dichtstehenden Bäume saßen 2 Waldohreulen auf einem Ast in ca. 5 Meter Höhe. Einer der beiden Vögel besaß Federohren (adult), der andere, ein flügger Jungvogel, nicht.

(6) Unter Kasuarinen zwischen zwei dicht nebeneinander verlaufenden Wassergräben lagen am 1. 7. 1988 5 Gewölle von *Asio otus.*

(7) Unweit dieser Stelle (6) saßen 5 *Asio otus* in den frühen Morgenstunden des 13. 7. 1988 in Kasuarinen und Trauerweiden.

(8) Höchstwahrscheinlich dieselben 5 Individuen waren am Abend des 14. 7. 1988 aus nächster Nähe über 1 Stunde zu beobachten. Sie hielten sich in den obengenannten Kasuarinen und Trauerweiden am Rande der Plantage auf. Unter den Bäumen verlief ein Wassergraben und parallel dazu ein landwirtschaftlicher Fahrweg. Alle Vögel besaßen lange aufrechte Federohren, gelbe Iris und Zeichnung und schlanke Gestalt, die für *Asio otus* charakteristisch sind; gegen 20.30

begannen 2 Individuen zu jagen. Unter den Bäumen am Ufer des Wassergrabens lagen 6 Gewölle.

Deutung der Beobachtungen

Bei Beobachtung (4) dürfte es sich um zum Winterbeginn vergesellschaftete Tiere gehandelt haben.

Beobachtung (5) im Montasa Park in Alexandria im April 1987 ist als örtliche Brut zu interpretieren. Die laut fiependen Jungeulen sowie der erkannte flügge Jungvogel ohne Federohren und die isolierte Lage des Niltales in Ägypten mit angrenzenden Wüstenregionen erlauben, einen Zuzug aus den nächsten bekannten Brutgebieten (siehe oben) völlig auszuschließen. Hinzu kommt, daß die Beobachtung inmitten der Brutperiode der Waldohreule in Europa lag.

Das Fiepen wird bis zum Alter von 2 Monaten geäußert; Federohren haben nach 2,5 Monaten fast ihre Endgröße erreicht; sie können bei Adulten auch fehlen, wenn sich diese in der Brutmauser befinden (Bezzel 1985).

Da in Beobachtung (2) zwei Vögel nur halblange Federohren besaßen, muß dies ebenfalls als diesjährige, örtliche Brut gewertet werden. Die Tiere waren entweder jünger als 2,5 Monate oder mausernde Altvögel während der Brut.

Bei den 5 Individuen von (7) und (8) darf eine Eulenfamilie mit mehr als 2,5 Monate alten, erwachsenen Jungvögeln angenommen werden.

Der jahreszeitliche Unterschied der Beobachtungen (5) April, (2) Juni und (7) und (8) Juli würde dann nicht zuletzt im Ausbildungsgrad der Federohren sichtbar.

Denkbar wäre auch, daß es sich bei (7) und (8) um eine kleine Sommergesellschaft adulter Individuen handelte.

Die reichhaltigen Gewöllfunde von (1) März 1987 dürften sicherlich von einer Wintergesellschaft herrühren. An selber Stelle wurden im Dezember 1988 (Beobachtung 4) 10 Tiere rastend beobachtet. Die Gewölle von (3) September 1987 könnten von der Eulenfamilie aus (2) stammen, diejenigen von (6) von der 5er Gruppe aus (7) und (8) Juli 1988.

An allen aufgeführten Beobachtungsplätzen versicherten befragte Bauern, daß diese langohrigen und flügelklatschenden Eulen ganzjährig hier vorkämen, solange sie sich erinnern können. Nistmöglichkeiten (Gleitaar- und/oder Krähenhorste) sind in den Gebieten reichlich vorhanden. Nach eigenen Beobachtungen fanden sich Gleitaarhorste in Dattelpalmen und Akazien, Krähenhorste in Eukalyptus, Kasuarinen, Dattelpalmen und Akazien, und Turmfalken brüteten in Dattelpalmen.

Die Eiablage kann in Mitteleuropa bereits Ende Februar/Anfang März einsetzen; in Marokko wurden schon Mitte Januar Eier gefunden (zitiert in Glutz & Bauer 1980). Der flügge Jungvogel aus Beobachtung (5) in Ägypten fügt sich gut in dieses Bild ein.

Nahrungsspektrum

Von den 582 gesammelten Gewöllen waren 211 ± unversehrt und konnten vermessen werden. Im Durchschnitt betrugen die Länge 36 mm und die Breite 20 mm. Fry et al. (1988) geben die Länge mit 36—50 mm und die Breite mit 19—21 mm an.

Ein Vergleich der Individuenzahlen in den Tabellen 2 und 3 sowie der prozentualen Anteile in Tabelle 4 zeigt die dominierende Rolle der Hausmaus (*Mus musculus*) unter den Kleinsäugern und des Haussperlings (*Passer domesticus*) unter den Vögeln.

In erheblich geringerer Stückzahl folgen dann *Rattus*, *Arvicanthis*, Chiroptera (Fledermäuse), Sylviidae und Fringillidae.

Je Stichprobe entfallen durchschnittlich 82 % Stückzahlanteile (72—87) auf die beiden zuerst genannten Arten. Ihre Gewichtsanteile liegen nur bei durchschnittlich 45 % (32—57).

Arvicanthis und *Rattus* nehmen durchschnittlich 45 % (27—61) der Biomasse ein und übertreffen *Mus* ($\bar{x}$ = 31 %) damit deutlich. Die Gewichtsanteile aller Muriden ergeben im Schnitt 74 % (49—92), ihre Stückzahlanteile 63 % (32—85).

Tabelle 1: Fundgebiete und Funddaten der Gewölle. n = Anzahl der Gewölle.

Beobachtungen	Datum	n
Mittelägypten		
(1)	15. 3. 1987	266
(2)	19. 6. 1987	52
(3)	3. 9. 1987	23
(4)	1. 12. 1988	230
Delta		
(6)	1. 7. 1988	5
(8)	14. 7. 1988	6

Tabelle 2: Säugetiere in Gewöllen von *Asio otus* aus Ägypten (siehe Tabelle 1).

Beobachtung Monat	(1) III	(2) VI	(3) IX	(4) XII	(6) VII	(8) VII	Summe
Insectivora							
Crocidura religiosa				1			1
Chiroptera							
Rousettus aegyptiacus				1			1
Pipistrellus kuhli		1	4	1			6
Asellia tridens			1				1
Nycteris thebaica	3						3
Rodentia							
Gerbillus pyramidum	1						1
Gerbillus sp.				1			1
Arvicanthis niloticus		2	1	2	1	1	7
Rattus rattus	7			7			14
Rattus norvegicus				1			1
Rattus sp.	9	1	1	9			20
Mus musculus	197	14	22	305	4	4	546
Summe	217	18	29	328	5	5	602

Tabelle 3: Vögel in Gewöllen von *Asio otus* aus Ägypten (siehe Tabelle 1).

Beobachtung Monat	(1) III	(2) VI	(3) IX	(4) XII	(6) VII	(8) VII	Summe
Streptopelia senegalensis				2			2
Merops superciliosus				2			2
Merops orientalis				4			4
Coracias abyssinicus	1						1
Anthus sp.	1			1			2
Motacilla sp.	1			1			2
Pycnonotus barbatus	1		1	1			3
Cisticola juncidis	2	1		1			4
Sylvia sp.	2	1		4			7
Phylloscopus trochilus	2						2
Ph. t. oder *collybita*	6		3				9
Sylviidae sp.	1			2			3
Oenanthe sp.			1				1
Turdidae sp.	7						7
Carduelis carduelis	5	6	2	6			19
Acanthis cannabina	2	1		2			5
Carduelidae sp.			1				1
Passer domesticus	48	27	16	28	2	2	123
Summe	79	36	24	54	2	2	197

Tabelle 4: Prozentuale Anteile je Einzelstichprobe. St = Anteil nach Stückzahl, G = Anteil nach Gewicht.

Beobachtung Monat	(1) III		(2) VI		(3) IX		(4) XII	
	St	G	St	G	St	G	St	G
Mammalia	73	79	33	50	55	62	86	88
Chiroptera	1		2	1	9	8		
Arvicanthis niloticus			4	20	2	11		3
Rattus sp.	5	43	2	14	2	16	5	38
Mus musculus	67	40	26	15	42	26	80	51
Aves	27	21	67	50	45	39	14	12
Passer domesticus	16	13	50	38	30	26	7	6

Tabelle 4 zeigt, daß hohe Anteile von *Mus* mit kleinen von *Passer* einhergehen und umgekehrt. Besonders viele Haussperlinge werden offenbar im Frühjahr und im Sommer erbeutet, wenn die Reproduktion dieser Kolonienbrüter ihren Höhepunkt (eigene Beobachtungen) erreicht. Es muß daher vermutet werden, daß Jungsperlinge besonders leicht zu erbeutende Objekte darstellen.

Nach den Stückzahlanteilen rangiert die Hausmaus an erster Stelle. Daß sie bevorzugt wird, drückt sich u. a. in beachtlichen Anteilen selbst zu Zeiten geringer Populationsdichten (Dezember bis März) aus.

Diskussion

Verbreitung

Bruten von Waldohreulen auf dem afrikanischen Kontinent wurden aus Marokko, Algerien, Tunesien sowie südlich der Sahara aus Äthiopien, Kenia und Zaire beschrieben (Fry et al. 1988).

Seltene Gäste sind sie dagegen auf der arabischen Halbinsel (Glutz & Bauer 1980), im Nildelta (Goodman & Meininger 1989) und in den Gebirgen südlich der Sahara (Fry et al. 1988).

Zusammen mit anderen paläarktischen Vögeln (Turmfalke, Schleiereule, Steinkauz, Raubwürger und Nebelkrähe) brütet *Asio otus* auch im Niltal Ägyptens. Im Vergleich zu den genannten Arten ist *Asio otus* hier allerdings selten, was mit der Einschätzung Yaldens (1973) in Äthiopien korrespondiert.

Die Waldohreule brütet mit Vorliebe in siedlungsfernen und entlegenen Gehölzen (Glutz & Bauer 1980). Die drei Einstandsplätze (1) bis (4), (5) und (6) bis (8) in Ägypten waren verhältnismäßig abgelegen und ruhig. Da ihre Lebensbedingungen hier früher vermutlich günstiger waren (feuchteres Klima, geringere menschliche Siedlungsdichte), dürfte sie häufiger gewesen sein als heute. Vorkommen von *Asio otus* im Alten Ägypten sind sehr wahrscheinlich (Darstellungen von Ohreulen bereits im Alten Reich, Houlihan 1988).

Nahrung

Die wichtigsten Beutetiergruppen aus Gewöllanalysen verschiedener Länder, auch von abessinischen Waldohreulen, sind in Tabelle 5 zusammengefaßt. Alle Prozentangaben (nach Stückzahl) beziehen sich auf die Gesamtzahl der in den Gewöllen nachgewiesenen Individuen je Autor und Land (= 100 %) Die Angaben basieren auf publizierten Gewöllinhalten von Yalden (1973) für Äthiopien, Matsuoka (1974) für Japan, Araujo et al. (1974) für Spanien, Schmidt (1975) für Mittel- und Osteuropa sowie eigenen Ergebnissen für Ägypten.

Kennzeichnend für die Nahrung der Waldohreule in Europa sowie in den Stichproben aus Japan und Äthiopien sind fehlende oder nur geringe Vogelanteile und hohe Säugeranteile von mehr als 90 %. Soweit Microtinae ausreichend zur Verfügung stehen, werden diese bevorzugt.

Im Niltal Ägyptens ist *Mus* im Kulturland der mit Abstand häufigste Nager, gefolgt von *Arvicanthis*, *Rattus* sowie in Wüstenrandbereichen von *Gerbillus*. Als weiterer kleiner Muride lebt eine melanistische Form von *Acomys cahirinus* im Kulturland in Gebäuden (Osborn & Helmy 1980, eigene Beobachtungen) und entzieht sich daher der Bejagung durch die Waldohreule. Infolgedessen ist *Mus* ungewöhnlich stark in den Beutelisten ägyptischer Waldohreulen repräsentiert. Der Mangel an Ausweichmöglichkeiten auf andere Kleinnager erklärt den bemerkenswerten Umfang an Vogelnahrung von 25 %, wobei Haussperlinge erwartungsgemäß dominieren.

Vogelanteile bis über 50 % werden lokal auch in Europa, z. B. im Winter oder bei niedrigen Populationsdichten von *Microtus* erreicht (Bohnsack 1973), doch liegen sie normalerweise deutlich unter den in Ägypten gefundenen Werten (vergleiche Tabelle 5).

Tabelle 5: Gewöllinhalte von Waldohreulen aus verschiedenen Regionen der Erde. Anteile der wichtigsten Beutegruppen in Prozent (nach Stückzahl). n = Anzahl der Beutetiere.

	Europa	Asien	Afrika	
		Japan	Ägypten	Äthiopien
n	182157	384	799	92
Beutegruppen:				
Aves	0— 8	< 1	25	0
Mammalia	92—100	>99	75	100
davon:				
Insectivora	0— 4	4	0	15
Murinae	4— 56	2	74	61
Microtinae	31— 96	92	—	—
Otomyinae	—	—	—	22

Die abessinische Waldohreule ist dunkler und größer als die europäische (Yalden 1973, Glutz & Bauer 1980). Nach Yalden (1973) beträgt für sie das durchschnittliche Beutegewicht 84 g. Unter Zugrundelegung der Durchschnittsgewichte der beiden Hauptbeutetiere in Ägypten: *Mus musculus* (15 g bei n = 505; eigene Ergebnisse) und *Passer domesticus* (30 g bei n = 611; Niethammer 1953), beträgt das durchschnittliche Beutegewicht für *Asio otus* hier bei 123 *Passer (*3690 g) und 546 *Mus* (8190 g) 17,8 g; dies steht den Angaben von 23 g für Mitteleuropa (Glutz & Bauer 1980) deutlich näher als denen für Äthiopien.

Danksagung

Der Deutschen Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) in Eschborn/Taunus danke ich für die Finanzierung des Forschungsaufenthaltes in Ägypten. Herrn Projektleiter Dr. H. Burgstaller und seinen Mitarbeitern auf ägyptischer und deutscher Seite bin ich für vielfache Unterstützung zu großem Dank verpflichtet. Herrn Dr. G. Rheinwald, Frau Dr. R. van den Elzen sowie Herrn Dr. Chr. Hinkelmann möchte ich für ihre Hilfsbereitschaft und das zur Verfügung gestellte Sammlungsmaterial zur Bestimmung von Vogelresten sehr herzlich danken. Ebenfalls herzlich gedankt sei Herrn Dr. R. Hutterer und Herrn Prof. Dr. J. Niethammer für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Zusammenfassung

In den Jahren 1987 und 1988 wurden in Ägypten wiederholt Waldohreulen (*Asio otus*) beobachtet. Aus dem Delta (Alexandria) und aus Mittelägypten (Beni Suef) konnten sichere Anzeichen für Bruten gewonnen werden; dies wäre der erste Brutnachweis für Ägypten. 582 Gewölle, zu verschiednenen Jahreszeiten gesammelt und mit Masse von der Lokalität bei Beni Suef stammend, gaben Einblick in das Nahrungsspektrum. Erwartungsgemäß standen Kleinnager an oberster Stelle (besonders *Mus musculus*), wenngleich beachtliche Mengen an Kleinvögeln (besonders *Passer domesticus*) registriert wurden. Das durchschnittliche Beutetiergewicht von *Asio otus* in Ägypten von 17,8 g ähnelt eher demjenigen von Mitteleuropa (23 g in Glutz & Bauer 1980) und liegt erheblich niedriger als bei abessinischen Waldohreulen in Äthiopien (84 g in Yalden 1973).

Literatur

Araujo, J., J. M. Rey, A. Landin & A. Moreno (1973): Contribucion al Estudio del Buho chico (*Asio otus*) en Espana. — Ardeola 19: 397—428.

Bezzel, E. (1985): Kompendium der Vögel Mitteleuropas. — Aula, Wiesbaden.

Bohnsack, P. (1973): Nahrungsökologische Untersuchungen an Waldohreulen, *Asio otus*, im westlichen Schleswig-Holstein. — Corax 4: 93—102.

Fry, C. H., St. Keith & E. K. Urban (1988): The Birds of Africa 3. — Academic Press, London, New York.

Glutz v. Blotzheim, U. & K. M. Bauer (1980): Handbuch der Vögel Mitteleuropas Bd. 9. — Akad. Verlagsges. Wiesbaden.

Goodman, St. & P. Meininger (1989): The Birds of Egypt. — Oxford University Press, Oxford, New York.

Hollom, P. A. D., R. F. Porter, S. Christensen & J. Williams (1988): Birds of the Middle East and North Africa. — T & AD Poyser, Calton, England.

Houlihan, P. F. (1988): The Birds of Ancient Egypt. — The American University Cairo Press.

Matsuoka, S. (1974): Prey taken by Long-Eared Owl *Asio otus* in Hokkaido. — Misc. Rep. Yamashina Inst. Ornithol. 7: 324—329.

Niethammer, G. (1953): Gewicht und Flügellänge beim Haussperling (*Passer d. domesticus*). — J. Orn. 94: 282—289.

Osborn, D. J. & I. Helmy (1980): The Contemporary Land Mammals of Egypt (Including Sinai). — Fieldiana Zool. n. S., No. 5.

Schmidt, E. (1975): Quantitative Untersuchungen an Kleinsäuger-Resten aus Waldohreulengewöllen. — Vertebr. Hung. XVI: 77—83.

— (1975): Die Ernährung der Waldohreule (*Asio otus*) in Europa. — Aquila 80—81: 221—238.

Walters, M. (1980): The Complete Birds of the World. — David & Charles, North Pomfret Vermont, USA.

Yalden, D. W. (1973): Prey of the Abyssinian Long-Eared Owl *Asio abyssinicus*. — Ibis 115: 605—606.

Johannes Handwerk, Drachenfelsstraße 33, D-5340 Bad Honnef.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 3-4	S. 181—202	Bonn, Dezember 1990

Zum Vorkommen einiger in der Türkei seltener Vogelarten

Max Kasparek

Abstract. The paper updates the Turkish avifauna by Kumerloeve (1961) in respect to new species records. Species which have been newly recorded since then are summarized and reviewed. Also records from older sources are critically reviewed and many of them re-evaluated. The Turkish avifauna comprises 439 species so far. This means 73 species more than in Kumerloeve's list and demonstrates the rapid increase of knowledge on the birds of Turkey.

Key words. Turkey, avifauna, birds, faunistics, Middle East.

Einleitung

Die Avifauna der Türkei, die Kumerloeve (1961) veröffentlichte, ist noch immer die einzige umfassende Darstellung der Vogelwelt dieses Landes. Über ein Vierteljahrhundert avifaunistischer Forschung in der Türkei hat jedoch so viele neue Fakten und Daten ans Licht gebracht, daß die Kumerloevesche Darstellung heute nur noch eingeschränkt benutzt werden kann.

Nach einem ersten Versuch einer Liste der Vögel der Türkei durch Kasparyan (1956), die 399 Arten umfaßte, behandelte Kumerloeve (1961) 397 Arten, von denen er 366 als sicher nachgewiesen ansah. Einige Jahre später revidierte er diese Zahl (Kumerloeve 1966a) auf 384 Arten plus 18 fragliche Arten und veröffentlichte gleichzeitig eine neue Liste der Vögel der Türkei (Kumerloeve 1966b). In einer „check-list" der Vögel der Türkei, die die ehemalige „Ornithological Society of Turkey" 1971 herausgab, wurden 394 Arten genannt (Hollom 1971). Akçakaya & Bilgin (1987, 1989) nannten 413 bzw. 414 sicher und 13 unsicher nachgewiesene Arten.

Das Ansteigen der Zahl der in der Türkei nachgewiesenen Vogelarten spiegelt einerseits die mit der steigenden Beobachtungsaktivität bessere Erfassung von Ausnahmeerscheinungen („Irrgästen") wider, andererseits wurde aber eine Reihe von Brutvogelarten erst in jüngster Zeit entdeckt.

Ziel dieser Arbeit ist es, jene Arten zusammenzutragen, die seit Kumerloeve (1961, 1966a, b) neu nachgewiesen wurden. Darüber hinaus werden einige andere Arten, die bei Kumerloeve ungenügend berücksichtigt wurden und die ebenfalls Ausnahmeerscheinungen für die türkische Vogelwelt sind, behandelt.

Diese Arbeit ist die Basis für eine neue „check-list" der Vögel der Türkei, die vom Verf. gleichzeitig an anderer Stelle veröffentlicht wird (Kasparek 1991a). Bei den „check-lists" von Hollom bzw. von Akçakaya & Bilgin (s. o.) fehlte eine entsprechende Dokumentation, so daß sie nur beschränkten Wert besitzen.

Diese Übersichtsarbeit stellt in erster Linie eine Auswertung der inzwischen sehr umfangreichen und zerstreuten Türkei-Literatur dar. Zusätzlich wurden bislang unveröffentlichte Beobachtungen herangezogen. Ausdrücklich sei auch darauf hingewiesen, daß die „Bulletins" der ehemaligen „Ornithological Society of Turkey" bzw. der „Ornithological Society of the Middle East" i. d. R. nicht ausgewertet wurden, da sie nach dem Selbstverständnis der herausgebenden Gesellschaft keine Veröffentlichung darstellten. Zahlreiche dort aufgeführte

Seltenheiten-Beobachtungen wurden in späteren Ausgaben der „Bulletins" ohnehin widerrufen. Einige unveröffentlichte Seltenheiten-Beobachtungen, deren Prüfung noch nicht abgeschlossen ist, wurden hier noch nicht aufgenommen.

Ich möchte allen danken, die mir ihre unveröffentlichten Daten zur Verfügung stellten und dadurch beitrugen, daß ein abgerundetes Bild entstehen konnte. Im einzelnen sind dies: L. N. Andersen, Dr. E. Bezzel, P. Bison, C. Brinckmeier, S. de Bruin, L. J. Dijksen, J. Eames, M. Ehrengruber, M. Fanck, H. P. Fischer, P. Goriup, A. Hampe, K. Handke, E. Hirschfeld, Ch. Husband, D. Holman, H. Jacoby, R. Jürgens, A. Kılıç, Dr. N. Koch, C. Kyrk, H. Langbehn, H. F. van der Lee, A. Müller, A. van Poppel, B. O. Poulsen, L. Ritzel, U. Schaumann, P. Schiermacher-Hansen, R. Schütt, T. Stadtlander, Dr. H. Schwarthoff, Dr. J. Temple-Lang, M. Ullman, H. Walliser, E. Wollin und T. Zoomer. Dazu kommen häufig mehrere Mitbeobachter, die leider nicht immer genannt werden konnten, denen aber ebenso gedankt sei. Herr R. Uhlig besorgte und übersetzte mir Literatur über das Birkwild in Bulgarien.

Von einigen wenigen, im einzelnen im Text erläuterten Ausnahmen abgesehen, folgen die Reihenfolge und die wissenschaftliche Namensgebung der Liste von Voous (1973, 1977).

Artenliste

Sterntaucher (*Gavia stellata*)

Mathey-Dupraz (1924) stellte den Sterntaucher am Bosporus als Wintergast in kleiner Anzahl fest und nannte ein Belegstück, ein juveniles Weibchen, aus der Sammlung des Robert's College Istanbul. Weitere Nachweise gelangen erst seit den 1960er Jahren. Sie sind hier vollständig aufgeführt. Die bei Şile beobachteten Individuen zogen nach Osten, jene vom 9. 1. 1969 vor der Küste des Yeşilırmak-Deltas zusammen mit Prachttauchern nach Westen. Bei den Nachweisen vom 18. 4. 1983 und 6. 1. 1990 handelt es sich um Todfunde, wobei von dem Vogel von 1990 ein Flügel konserviert wurde. Das auffällig späte Individuum vom 14. 6. 1977 war noch im Winterkleid.

30. 9. 1966	1	Şile (Schwarzes Meer)	OST (1969)
2. 11. 1966	2	Şile (Schwarzes Meer)	OST (1969)
4. 1968	?	zw. Samsun u. Ordu	OST (1972)
9. 1. 1969	?	zw. Samsun u. Ordu	OST (1972)
9. 1. 1969	20	Meer vor Yeşılırmak-Delta	OST (1972)
1. 2. 1972	1	Meer vor Gr. Mäander-Delta	OST (1975)
3. 10. 1972	1	Suadiye	OST (1975)
14. 6. 1977	1	Ahlat (Van Gölü)	Beaman (1986)
1. 1. 1982	3	Göksu-Delta	Jacoby, Müller u. a. (unveröff.)
18. 4. 1983	1	Göksu-Delta	Stadtlander u. Ritzel (unveröff.)
31. 12. 1988	2	Meer vor Tuzla Gölü (Çukurova)	Kasparek et al. (unveröff.)
17. 5. 1989	2	Samsun	Walliser (unveröff.)
6. 1. 1990	1	Tuzla Gölü (Çukurova)	Brinckmeier (unveröff.)

Eistaucher (*Gavia immer*)

Am 13. 5. 1964 1 Ex. im Brutkleid auf dem Meer bei Büyük Çekmece (Kumerloeve 1966a), am 29. 4. 1968 8 Ex. ebenda gleichfalls im Brutkleid (Groh 1968) und am 27. 3. 1981 1 Ex. an der Mündung des Baches Şerefli in das Marmara-Meer (Goriup & Parr 1983). Dazu kommt der Balg eines Tieres in der Sammlung des Istanbuler Robert's College, der wohl im ersten Viertel dieses Jahrhunderts in der Umgebung der Stadt gesammelt wurde (Verf., unveröff.)

Sturmschwalbe (*Hydrobates pelagicus*)

Haaß (1990) beobachtete am 29. 4. 1988 an der Südküste 10 km westlich Kaş drei Sturmschwalben.

Baßtölpel (*Sula bassana*)
Der türkische Erstnachweis ist ein Baßtölpel, der am 4. 7. 1964 in Schottland beringt worden war und am 5. 3. 1965 im Golf von Iskenderun wiedergefunden wurde (Kasparek 1990b, vgl. auch OST 1975). T. Stadtlander u. L. Ritzel (unveröff.) sahen am 7. 4. 1983 zwei immature stoßtauchend vor der Küste bei Tuzla (Çukurova), H. Langbehn u. a. (unveröff.) 1—2 vorjährige am 11. 4. 1985 vor dem Göksu-Delta und H. Jacoby (unveröff.) am 31. 12. 1985 einen immaturen ebenda. Im April 1987 fand offenbar ein kleiner Einflug statt: 8 Daten mit bis zu 8 Individuen, die meisten (oder sogar alle?) immatur, stammen durchweg von der Küste des Göksu-Deltas von verschiedenen Beobachtern, teils sogar unabhängig (L. J. Dijksen, Ch. Husband, M. Kasparek, A. Kılıç u. a., unveröff.). Am 9. 1. 1990 wieder 2 immat. an der Ceyhan-Mündung (Brinckmeier, unveröff.). Alle 13 Nachweise stammen somit von der östlichen türkischen Mittelmeerküste, zwei davon sind ausgesprochene Winternachweise (Dezember/Januar), die übrigen stammen aus den Monaten März und April.

Nimmersatt (*Mycteria ibis*)
Zwei Nachweise: 1 immat. am 7. 5. 1962 am Amik Gölü (Kumerloeve 1963, 1989) und einer am 28. 5. und 30. 5. 1986 im Göksu-Delta (Martins 1989).

Zwergschwan (*Cygnus columbianus*)
R. Schütt (unveröff.) sah nach einem Kälteeinbruch am 3. 1. 1983 2 adulte und 4 immature Zwergschwäne im Göksu-Delta. Zur Bestimmung konnten der Ruf, der relativ schnelle Flügelschlag und die Gelb-Schwarz-Verteilung am Schnabel benutzt werden.

Kurzschnabelgans (*Anser brachyrhynchos*)
Eine unter Graugänsen am 17. 4. 1984 in den Sultanssümpfen (Kasparek 1985) ist der offenbar einzige Nachweis.

Zwerggans (*Anser erythropus*)
Nach Kumerloeve (1970) sind in der europäischen Türkei seit 1945 12 Zwerggänse erlegt worden. Die Daten liegen durchweg im Dezember und Januar, ausnahmsweise bereits am 24. 10. 1952. Am 16. 1. 1967 wurden zwei Exemplare an der Mündung des Kocabaş-Baches am Marmara-Meer gesehen (OST 1969), und E. u. W. Kappes (in: Kasparek 1988) beobachteten am Bafasee ein adultes und zwei immature Tiere am 24. 12. 1986.

Nonnengans (*Branta leucopsis*)
Zwei Nachweise: Je ein Exemplar 1946/47 auf dem Sakarya und im Herbst/Frühwinter 1961 am unteren Sakarya nördlich von Adapazarı (Kumerloeve 1966a, 1970).

Ringelgans (*Branta bernicla*)
Mathey-Dupraz (1923) stellte nach einem Kälteeinbruch im Januar 1889 bei Maltepe (Istanbul) Ringelgänse fest. Im Februar 1891 hielt sich ein großer Trupp im Bosporus auf (Mathey-Dupraz l. c.). Ansonsten am 7. 2. 1945 ein Tier an der Lagune Büyük Çekmece bei Istanbul (Kumerloeve 1970), am 3.—4. 9. 1973 zwei dunkelbäuchige Tiere auf dem Schwarzen Meer vor Ardeşen (OST 1975) und am 6. 4. 1981 zwei im Delta des Kleinen Mäanders (Colin 1981). Die Bestimmung einiger Tiere am Acıgöl (Turan & Nebioğlu 1969) konnte nicht bestätigt werden (Dijksen & Kasparek 1988).

Bergente (*Aythya marila*)
Nach Kumerloeve (1961) gibt es nur wenige Angaben, die „mehr oder minder sicher" die Bergente betreffen. Bereits Alléon (1880) hatt die Bergente am Bosporus festgestellt, meist Weibchen oder Jungtiere, Männchen nur sehr selten. Braun (1908a) sah im Frühjahr 1907 eine Bergente auf dem Geflügelmarkt in Istanbul zum Verkauf angeboten, und Mathey-Dupraz (1924) berichtete von einem Weibchen im Istanbuler Robert's College. Ogilvie (1954) beobachtete eine Anzahl von Bergenten im Winter 1946/47 oder 1947/48 auf dem Schwarzen Meer vor Çatalağzı. Auf der Lagune Büyük Çekmece bei Istanbul wurde am 30. 2. 1964 ein Weibchen erlegt, im Raum Istanbul außerdem welche am 15. 1. 1950 und im Januar 1963 (Kumerloeve 1970). Außerdem im Januar/Februar 1969 7 Ex. im Sakarya-Delta und 4 Ex. am Manyas oder Apolyont Gölü (OST 1972).

Braun (1907) will Mitte März 1906 ein Individuum auf einer Wasserlache am Großen Mäander unterhalb von Aydın gesehen haben (vgl. auch Braun 1908b). Ich halte diese Sichtbeobachtung des Singvogelspezialisten und Vogelstellers Braun — im Gegensatz zu seiner Beobachtung auf dem Istanbuler Geflügelmarkt — für nicht ausreichend gesichert, zumal er selber die Meldung in einer späteren zusammenfassenden Darstellung (Braun 1908a) nicht wiederholte.

Wahby (1930) will im Februar 1927 in Haydarpaşa (Bosporus) ein Individuum gesammelt haben. Da seine Vogelliste aber zahlreiche offensichtliche Irrtümer enthält, scheinen Zweifel angebracht zu sein.

Ein Statement über das Vorkommen der Bergente im Kızılırmak-Delta an der Schwarzmeerküste (Turan & Gürpınar 1976) wurde von Dijksen & Kasparek (1985) zurückgewiesen. Ebenso wurden die Feststellungen von 600 Tieren am 21. 1. 1967 am Manyas Gölü, von 100 Ex. im Göksu-Delta, 160 im Seyhan-Delta und 1000 am ehemaligen Amik Gölü jeweils im Januar/Februar 1968, die zuerst von OST veröffentlicht wurden, später wieder zurückgenommen (OST 1969, 1972, 1975, vgl. auch Szij & Hoekstra 1968).

Eiderente (*Somateria mollissima*)
Zwei Nachweise: Bräuning (in: Dijksen & Kasparek 1985) beobachtete am 20. 9. 1983 ein Männchen am Çernek Gölü im Kızılırmak-Delta und H. Jacoby, R. Jürgens u. a. (unveröff.) fanden am 3. 1. 1984 ein totes Weibchen im Göksu-Delta.

Eisente (*Clangula hyemalis*)
Drei Brutzeitbeobachtungen am ostanatolischen Van Gölü: am 10. 6. 1977 2 Ex. bei Horkum und 3 Ex. zwischen Tatvan und Ahlat (Beaman 1986), am 22. 5. 1985 südwestlich Van (Martins 1989) und am 6. 6. 1987 ein Individuum in einem Feuchtgebiet etwa 10 km südlich der Stadt Van (Eames, unveröff.)

Neben diesen ungewöhnlichen Brutzeitbeobachtungen, bei denen man einen Augenblick an ein ostanatolisches Reliktvorkommen ähnlich der Samtente denken könnte, liegen zwei (drei) Winterbeobachtungen vom Paradeniz Gölü im Göksu-Delta vor: 1 Ex. am 1. und 2. 1. 1986 (H. Jacoby, unveröff.) und ein Weibchen am 5. 1. 1989 (Kasparek u. a., unveröff.).

Nachweise am Van Gölü vor 1977 (vgl. dagegen Beaman 1986) konnten nicht gefunden werden. Kumerloeve (1961) hatte die Eisente noch nicht aufgeführt.

Trauerente (*Melanitta nigra*)
Kumerloeve (1961) hatte die Trauerente zwar zur türkischen Avifauna gerechnet, ohne aber definitive Nachweise angeben zu können. So hat ein Individuum auf dem Marmara-Meer vor dem Kocaçay-Delta am 9. 4. 1967 (OST 1969) als türkischer Erstnachweis zu gelten. Weiter 10 Ex. am Bosporus am 20. 8. 1968 (OST 1972), 2 Ex. auf dem Schwarzen Meer bei Trabzon am 14. 9. 1970 und 2 Ex. vor dem Kızılırmak-Delta am 11. 9. 1973 (OST 1975). Auf dem Schwarzen Meer westlich Samsun beobachteten jüngst Dijksen & Wolf (1987) wieder zwei Tiere am 6. 1. 1987. Albrecht (1986) nennt die Trauerente einen seltenen Wintergast bei Ereğli an der Schwarzmeerküste (1976—78). Der Nachweis von 10 Ex. im Seyhan-Delta am 17. 1. 1968 (OST 1972) wurde später widerrufen (OST 1975).

Samtente (*Melanitta fusca*)
Kumerloeve (1961) zählt die Samtente zwar zur türkischen Avifauna, obwohl er zu Recht die Frage aufwirft, ob die allgemein gehaltenen Hinweise Krüpers sich nicht auf Griechenland beziehen. Ansonsten konnte er nur auf Jägeraussagen über „dunkle Enten" hinweisen. Bisher übersehen wurde offenbar die Beobachtung Genglers (1920) von zwei Vögeln im Brutkleid im Marmara-Meer vor Zeytinburnu („Seddin-Burnu") bei Istanbul am 4. 2. 1917. Er konnte beide Enten aus nächster Nähe schwimmend und fliegend mehrmals gut beobachten. Am nächsten Tag waren sie nicht mehr dort. Diese Beobachtung hat nun als türkischer Erstnachweis zu gelten.

Kumerloeve konnte wenige Jahre nach der Veröffentlichung seiner Avifauna die Samtente zur Brutzeit an verschiedenen Stellen Ostanatoliens beobachten und damit die Erstreckung des transkaukasischen Reliktvorkommens auch auf türkisches Staatsgebiet zeigen (Kumerloeve 1967). In den folgenden Jahren wurde dieses Vorkommen von zahlreichen Beobachtern bestätigt, und mehrere Brutnachweise wurden erbracht (viele größtenteils noch unveröff. Beobachtungen). Dazu wurde die Samtente seit 1964 (Kumerloeve 1970) auch etliche Male außerhalb des Brutareals, meist im Winter, beobachtet.

Bindenseeadler (*Haliaeetus leucoryphus*)
Danford (1878) will in Sebil im Taurus, wo er sich im Januar/Februar 1876 aufhielt, ein Individuum beobachtet haben und ein weiteres im März 1879 in Pınarbaşı östlich Kayseri („by no means rare") (Danford 1880). Weiter fand er bei Sebil einen Horst, der seiner Meinung nach möglicherweise zu dieser Art gehörte, und bei Kayseri fand er im März 1879 in einem Kaiseradler-(*Aquila heliaca*)Horst, der zwei Eier enthielt, ein drittes, fremdes Ei, von dem er vermutete, daß es ein Bindenseeadler-Ei sei.

Kumerloeve (1961) hat diese Nachweise zu Recht zurückgewiesen. Ergänzend sei hier bemerkt, daß der Habitat im Falle Sebil (Hochgebirgslandschaft des Taurus) gar nicht zum Bindenseeadler paßt, im Falle Pınarbaşı und Kayseri (enger Talboden bzw. Bergfuß) nur ganz bedingt. Danford hat die Art offenbar an der Schwanzfärbung bestimmt (Danford 1878), die immaturen Steinadlern (*Aquila chrysaetos*) ähnlich ist. Auf diese Art passen die angegebenen Habitate und die Verbreitungsangaben bestens.

Schieferfalke (*Falco concolor*)
Mertens (1974) beobachtete in Birecik am Euphrat am 24. 5. 1973 ausgiebig zwei Vögel, einen der schiefergrauen und einen der schwarzen Farbmorphe. Interessanterweise stammt von dort auch eine unsichere Beobachtung vom 4. 7. 1976 (Beaman 1986).

Birkhuhn (*Tetrao tetrix*)
Rigler (1852) nahm das Birkhuhn kommentarlos in seine Liste der Vögel Istanbuls auf, was Reiser (1904) über ein halbes Jahrhundert später zu der lapidaren Feststellung „Irrtum" veranlaßte. Doch auch Tchihatchef (1864), der sich 1847–1863 in der Türkei aufhielt, erwähnt das Birkhuhn vom Bosporus („la perdrix ou tétras queue fourchue *perdrix tetrix*"), und Mathey-Dupraz (1923), der in Istanbul vornehmlich in den Jahren 1889–1894 tätig war, berichtet von einem belgischen Ingenieur, der behauptete, das Birkhuhn würde am Alemdağ auf der asiatischen Bosporus-Seite vorkommen. Mathey-Dupraz (1923) selber schließlich sah „ein oder zwei Mal" Birkhähne auf dem Geflügelmarkt in Istanbul angeboten, wenngleich es ihm nicht gelang, die genaue Herkunft herauszubekommen.

Nach diesen Angaben kann man davon ausgehen, daß bis um die Jahrhundertwende in der Umgebung Istanbuls eine Reliktpopulation des Birkhuhns bestand.

Für Griechenland hatte Landerer (1858) das Birkwild in seine Liste jagdbarer Vögel aufgenommen, was Reiser (1905) jedoch zu der Bemerkung veranlaßte: „Jeder, welcher dieses schöne Waldhuhn kennt und zugleich mit den natürlichen Verhältnissen Griechenlands vertraut ist, wird zugeben müssen, daß diesem Huhne dort keine einzige seiner unentbehrlichen Lebensbedingungen geboten wird, und daß daher sein Vorkommen von vorneherein ausgeschlossen ist." In den griechischen Rhodopen wurde jedoch in neuerer Zeit das Birkwild nachgewiesen, aus Thessaloniki stammt ein Nachweis vom Februar 1956, und in Epirus wurden 1960, 1961 und 1965/66 mehrere Tiere geschossen (Bauer et al. 1969). Angaben über ein Vorkommen auf dem Olymp und im Wermion-Gebirge hingegen sollen unzutreffend sein. Bauer et al. (l. c.) glauben, daß die in Epirus geschossenen Tiere zu einer bisher unbekannten Brutpopulation in Süd-Albanien gehören.

Für Bulgarien berichten Elwes & Buckley (1870) über eine Population zwischen Ruse und Varna: "The only locality we at present know of for this bird is the forest country about Vetova and Ishicklar in Bulgaria, not very far from Rustchuk. In the oak-woods about here the Black Grouse used to be common a few years ago, and several of the engineers who made the Varna railway have killed them; they have become, however, more scarce of late." 1874 ist das Birkwild in den Tälern der Flüsse Kriva Reka und Cerni Iskyr im Rilagebirge nachgewiesen worden, und 1896 erfolgte im Vitoschagebirge und beim Dorf Raduil im Bezirk Sofia ein Einbürgerungsversuch (Botev & Pesev 1985). Weiter fand Boetticher (1919) das Birkwild 1916–1919 im Musala-Gebirgsstock (Rilagebirge) südlich Sofia. Er glaubte, daß es dort eingeführt worden sei: „Das Birkhuhn ist hier nicht autochthon, sondern künstlich eingeführt. Es hält sich auf den Wiesenmatten und im Latschengestrüpp der subalpinen bis alpinen Stufe auf."

Trotz verschiedener (erfolgloser) Einbürgerungsversuche steht es außer Frage, daß es sich bei dem Vorkommen des Birkwildes auf dem Balkan um ein autochthones Vorkommen handelt. Dies wird nicht zuletzt durch neolithische Knochenfunde in Bulgarien (Boev 1988) bestätigt. Die Südgrenze der Birkhuhnverbreitung reichte damit einst über Epirus, eventuell den Olymp zu den Rhodopen und bis hin zur Meerenge des Bosporus.

Auerhuhn (*Tetrao urogallus*)
Huş (1974) will gehört haben, daß das Auerhuhn in der Nordostecke der Türkei, in der Umge-

bung von Kars, in den Ziganabergen und den daran anschließenden Gebirgsketten, besonders im „Hatila-Wald" bei Artvin, vorkommen würde. Offenbar handelt es sich um eine Verwechslung mit dem Kaukasischen Birkhuhn (*Tetrao mlokosiewiczi*), auf das die Verbreitungsbeschreibung sehr gut paßt.

Chukarhuhn (*Alectoris chukar*)
Kumerloeve (1961) hatte noch alle türkischen Vögel der Gattung *Alectoris* zu *graeca* gestellt. Watson (1962) konnte zeigen, daß die Grenze zwischen *graeca* und *chukar* in griechisch West-Thrakien verläuft und daß das Staatsgebiet der Türkei ausschließlich vom Chukarhuhn, *Alectoris chukar*, bewohnt wird.

Nonnenkranich (*Grus leucogeranus*)
Zwei Nachweise aus dem letzten Jahrhundert, 1854 bei Erzurum und 1879 bei Ankara (Kasparek 1987a). Kritik daran, diese Nachweise anzuerkennen, obwohl keine Beschreibungen vorhanden sind, die einem modernen Seltenheitenausschuß genügen würden (Harrap 1987), wurde von Walters (1988) scharf zurückgewiesen. Frühbronzezeitliche Knochenfunde (Boessneck 1987) geben mittlerweile einen weiteren Hinweis, daß die Türkei möglicherweise zum Winterquartier der inzwischen erloschenen Westpopulation gehörte.

Ein möglicher Hybrid zwischen Nonnenkranich und Kranich (*Grus grus*) am 21. 5. 1985 im Murattal westlich Bulanık (Davidson 1985).

Kragentrappe (*Chlamydotis undulata*)
Aharoni (1911) erhielt 1910 am Amik Gölü ein „völlig ausgewachsenes, aber noch nicht vermausertes Junges" von „*Otis arabs*, L." zum Kauf angeboten, das er aber „wegen des wahnsinnigen Preises, den der Jäger dafür verlangte", nicht erstehen wollte. Mit *Otis arabs* ist zweifelsohne die Kragentrappe gemeint, nicht die in Südarabien endemische Arabertrappe (Kumerloeve 1963).

Im Aras-Tal im sowjetisch-türkischen Grenzbereich befand sich ein isoliertes Brutvorkommen, das aber seit 1917 nicht mehr bestätigt wurde (Glutz von Blotzheim, Bauer & Bezzel 1973). Ein definitiver Nachweis auf türkischem Staatsgebiet scheint von dort nicht vorzuliegen. Satunin aber nannte 1912 die Kragentrappe für die etwas westlich davon gelegene Ebene von Kars (Kumerloeve 1967).

Obwohl diese Angaben von Kumerloeve (1963, 1967) angeführt wurden, ist die Kragentrappe in seiner Check-list von 1966 (Kumerloeve 1966b) nur als fragliche Art aufgenommen, Hollom (1971) erwähnt sie gar nicht.

Reiherläufer (*Dromas ardeola*)
Ein einziger Nachweis in der Türkei: Am 15. 7. 1986 hielten sich fünf Alttiere im Göksu-Delta auf und wurden auch fotografiert (Bouwman 1987).

Rennvogel (*Cursorius cursor*)
In der Tabelle sind die 15 bisherigen türkischen Nachweise aufgelistet. Es scheint so, als ob der Rennvogel im Hatay (Iskenderun, Kırıkhan) und an mehreren Stellen entlang der türkisch-syrischen Grenze (Suruç, Birecik, Urfa, Akçakale) brüten würde. Der ostanatolische November-Nachweis (Doğubayazıt) betraf offenbar die Subspecies *C. c. bogolubovi.*

23. 8. 1946	1	Büyük Çekmece	Kumerloeve (1970)
15. 4. 1965	1	Göksu-Delta	Eggers & Streese (1978)
19. 6. 1966	2 ad. + 1 immat.	Iskenderun	OST (1969)

2. 7. 1970	4	nördl. Kırıkhan	OST (1975)
12. 11. 1970	1 immat.	östl. Doğubayazıt	OST (1975)
3. 4. 1973	3	Bozova nordwestl. Urfa	OST (1975)
27. 4. 1973	1	Bozova nordwestl. Urfa	OST (1975)
29. 9. 1973	mind. 10	Birecik	OST (1975)
4. 7. 1976	2	Birecik	Schiermacher-Hansen (unveröff.), vgl. Beaman (1986)
21.-22. 7. 1977	mind. 8	Payamlı zw. Urfa u. Suruç	Petretti (1980)
8. 5. 1978	mind. 4	Bolatlar bei Akçakale	Holman (unveröff.)
2. 7. 1978	2 ad.	Akçakale	Schiermacher-Hansen (unveröff.), vgl. Beaman (1986)
22. 4. 1984	2	zw. Gaziantep u. Viranşehir	Jacoby u. a. (unveröff.)
30. 5. 1984	1	Bolatlar bei Akçakale	Martins (1989)
17. 5. 1989	1	südöstl. Harran (Urfa)	Fanck, Petersen & Warncke (unveröff.)

Mongolenregenpfeifer (*Charadrius mongolus*)
Nachdem Danford (1878) am 11. 5. 1876 nördlich Kayseri ein Individuum gesammelt und damit den türkischen Erstnachweis erbracht hatte, gelang erst Bezzel (1986) am 21. 4. 1980 (nicht 11. 4. 1980) im Göksu-Delta mit der Sichtbeobachtung von zwei Vögeln ein weiterer Nachweis.

Pazifischer Goldregenpfeifer (*Pluvialis fulva*)
E. Thieme stellte am 21. 9. 1988 zusammen mit H. Schramm 1 Ex. an der Lagune Büyük Çekmece fest. Eine detaillierte Beschreibung, die sowohl den Goldregenpfeifer (*Pluvialis apricaria*) als auch den Kleinen Goldregenpfeifer (*Pluvialis dominica*) ausschließt, wurde vom bundesdeutschen Seltenheitenausschuß geprüft und für ausreichend gefunden.

Kleiner Goldregenpfeifer (*Pluvialis dominica*)
Goriup & Parr (1983) beobachteten am 30. 3. 1981 drei Tiere unter Goldregenpfeifern (*Pluvialis apricaria*) südlich Adana. Zur Überprüfung der Bestimmung wurden die Vögel hochgetrieben, wobei die dunklen Achseln erkennbar waren (Goriup, briefl.).

Rotlappenkiebitz (*Hoplopterus indicus*)
Der Rotlappenkiebitz wurde für die Türkei erstmals 1983 bei Cizre am Tigris nachgewiesen (Murphy 1984) und seitdem an derselben stelle mehrfach beobachtet. Brut wurde 1984, 1985 und 1986 nachgewiesen (Bison, Gnodde & van der Laan, unveröff., Jakobson 1986, Martins 1989). Meldungen von anderen Stellen sind nicht bekannt.

Knutt (*Calidris canutus*)
Der Knutt wurde nicht erst 1959 erstmalig in der Türkei nachgewiesen (Kumerloeve 1970): Bereits Mathey-Dupraz (1923) bezeichnete die Art als seltenen Durchzügler bei Istanbul und nennt ein am 31. 7. 1914 bei Küçük Çekmece geschossenes Männchen in der Sammlung des Robert's College. Die Tabelle führt alle weiteren türkischen Nachweise auf. Die beiden Tiere 1977 bei Alanya und 1989 am Acıgöl befanden sich im Brutkleid, zu den anderen liegen keine Angaben vor.

4. 6. 1959	ca. 10	Trabzon	Vader (1965)
27. 9. 1964	1	Büyük Çekmece	Kumerloeve (1970)
6. 5. 1965	1	Hazar Gölü	Kumerloeve (1966 a)
10. 5. 1965	2	Murat westl. Ağrı	Kumerloeve (1966 a)
11. 4. 1967	1	Göksu-Delta	Kumerloeve (1970)
9. 5. 1968	20	Göksu-Delta	Wollin (unveröff.)
4. 5. 1975	15	Akşehir Gölü	Breek & Gelderbloom (unveröff.)
2. 5. 1977	2	Alanya	Carlton (unveröff.)

23. 9. 1979	1	K. Menderes-Delta	Beaman (1986)
5. 10. 1982	1	Karataş	Herkenrath, Ratzke & Steiof (unveröff.)
20. 7. 1984	2	Eregli-Sümpfe	Schaerlaeckens u. a. (unveröff.)
29. 12. 1985	5—10	Akyatan Gölü	Schütt u. a. (unveröff.)
11. 5. 1985	1	Hotamiş Gölü	Martins (1989)
30. 10. 1985	1	Göksu-Delta	Martins (1989)
7. 4. 1987	2	nördl. Karataş	v. d. Have et al. (1988, 1989)
19. 4. 1987	1	Akyatan Gölü	v. d. Have et al. (1988, 1989)
10. 8. 1989	1	Acıgöl	Fischer & Schaumann (unveröff.)

Wahby (1930) will im November 1919 bei Fikirtepe (Istanbul) einen Knutt für das Zoologische Institut Istanbul erlegt haben. Da der Autor als nicht absolut zuverlässig eingestuft wird, wird diese Meldung nicht anerkannt. Die Nachweise von 5 Ex. vom 20.—22. 7. 1987 in den Sultanssümpfen und 128 Ex. vom 24.—27. 7. 1987 am Seyfe Gölü (Lensink 1987) werden hier nicht anerkannt.

Grasläufer (*Tryngites subruficollis*)
Wahby (1930) will im Januar 1927 ein Individuum an der Lagune Küçük Çekmece bei Istanbul gesammelt haben. Da der Sammler wohl weder über genügend Literatur und Balgmaterial noch Erfahrung mit amerikanischen Limikolen haben konnte, sei dieser Nachweis hier in Übereinstimmung mit Kumerloeve (1975 b) mit Vorbehalt angeführt.

Gelbschenkel (*Tringa flavipes*)
Eine Meldung: Am 25. 8. 1988 1 Ex. beim ostanatolischen Ardahan (Ehrengruber, unveröff.). Die Prüfung der Meldung ist noch nicht abgeschlossen.

Terekwasserläufer (*Xenus cinereus*)
Pearse schoß im Sommer 1875 bei Istanbul zwei Tiere, die in die Sammlung des Robert's College Istanbul kamen (Sclater & Taylor 1876). Seit 1966 gelangen weitere Nachweise (vgl. auch u. a. Kumerloeve 1966 a); inzwischen sind es über 40.

Amerikanischer Uferläufer (*Actitis macularia*)
Bisher war offenbar übersehen worden, daß Mathey-Dupraz (1923) ein Paar sowie ein weiteres Exemplar ohne Geschlechtsangabe vom Museum des Robert's College Istanbul aufführt. Wahby (1930) will im Oktober 1920 bei Fikirtepe (Istanbul) einen Amerikanischen Uferläufer gesammelt haben. Vgl. dazu die Bemerkung unter Grasläufer. De Bruin (1989) beobachtete am 2. 8. 1988 1 Ex. im Göksu-Delta.

Wilsonwassertreter (*Phalaropus tricolor*)
Bräuning beobachtete am 19. 9. 1983 ein Exemplar im Winterkleid auf dem Balık Gölü im Kızılırmak-Delta (Bräuning 1984, cf. Dijksen & Kasparek 1985) und K. u. P. Handke (unveröff.) am 5. 5. 1984 eines im Brutkleid in den Sultanssümpfen.

Thorshühnchen (*Phalaropus fulicarius*)
Mathey-Dupraz (1923) berichtet von einem Weibchen in der Sammlung des Robert's College Istanbul. Dieser Nachweis war bisher übersehen worden, so daß diese Art nun neu zur Avifauna der Türkei gerechnet werden kann.

Spatelraubmöwe (*Stercorarius pomarinus*)
Alléon (1880) stellte die Spatelraubmöwe regelmäßig im November und Dezember am Bosporus fest. Andere Raubmöwen sollen nicht darunter gewesen sein, Jungvögel waren häufiger als Alttiere. Mathey-Dupraz (1924) sah am Bosporus sechs Mal Raubmöwen (je 1 Ex. am 31. 10. 1888, 17. 11. 1890, 15. 12. 1890, Ende Mai 1891, 3. 12. 1892 und 15. 12. 1893), die er alle für *pomarinus* hielt.

Ansonsten liegen aus der Türkei 11 Nachweise vor. Bei dem Nachweis von 1959 (3 Ex.) wurden beide Morphen beobachtet, 1978 wurde ein Exemplar der hellen Phase gesehen.

24. 4. 1959	3	Antalya	Vader (1965)
11. 7. 1967	1	Göksu-Delta	Vielliard (1968)
12. 7. 1967	1	Tuzla Gölü	Vielliard (1968)
26. 9. 1967	1	Ünye	Vielliard (1968)
30. 9. 1967	2	zw. Terme u. Ünye	Vielliard (1968)
5. 1. 1971	1	Tuzla Gölü	OST (1975)
29. 8. 1977	1 immat.	Tarsus-Mündung	Schmidtke & Utschik (1980)
6. 4. 1978	1 ad.	Antalya	Beaman (1986)
23. 9. 1981	1 ad.	Trabzon	Kyrk & Svanold (unveröff.)
24. 5. 1987	2 ad.	Izmit	Andersen, Linderström & Nordhjerg (unveröff.)
26. 7. 1989	1 immat.	Bendimahi-Delta	Krieger (unveröff.)

Schmarotzerraubmöwe (*Stercorarius parasiticus*)

Die Tabelle listet die türkischen Nachweise. Die Individuen vom 26. 5. 1960 und vom 22. 9. 1976 gehörten der hellen Phase an, jene vom 7. 4. 1987 der dunklen. Am 7. 5. 1987 wurden gleichzeitig 1 Ex. der dunklen und 2 Ex. der hellen Morphe beobachtet. Zu den anderen Tieren liegen keine diesbezüglichen Angaben vor.

26. 5. 1960	1 ad.	Gelidonya Burnu	Biermann (1961)
26. 9. 1967	1—2	Ünye	Vielliard (1968)
25. 4. 1970	1	Ereğli-Sümpfe	Lehmann (1971)
29. 4. 1970	1	Sinop	OST (1975)
29. 4. 1970	1	Samsun	OST (1975)
1. 5. 1970	3	Kızılırmak-Delta	OST (1975)
14. 9. 1970	1	Trabzon	OST (1975)
3. 9. 1970	4	östl. Ardeşen	OST (1975)
4. 9. 1970	1	östl. Ardeşen	OST (1975)
5. 9. 1970	2	östl. Ardeşen	OST (1975)
10. 9. 1970	1	östl. Ardeşen	OST (1975)
7. 9. 1973	15	Kızılırmak-Delta	OST (1975)
15. 9. 1973	1	zw. Istanbul u. Bandırma	OST (1975)
30. 9. 1973	4	Kilyos b. Istanbul	OST (1975)
17. 9. 1973	1	Van	OST (1975)
18. 9. 1973	1	Van	OST (1975)
27. 9. 1974	1	Göksu-Delta	OST (1978)
8. 6. 1974	2 ad.	Göksu-Delta	Witt (1976)
17. 6. 1974	2 ad.	Göksu-Delta	Witt (1976)
18. 9. 1975	1	Bosporus (Sarıyer)	OST (1978)
25. 8.— 15. 9. 1976	bis zu 4	Arhavi	Beaman (1986)
22. 9. 1975	1	zw. Istanbul u. Bandırma	Melrose (unveröff.)
19. 9. 1976	ca. 10	Arhavi	Beaman (1986)
6. 10. 1976	1	Arhavi	Beaman (1986)
22. 9. 1976	1	Didim	Beaman (1986)
9. 8. 1976	2	Göksu-Delta	Beaman (1986)
10. 10. 1977	1	zw. Istanbul u. Bandırma	Beaman (1986)
17. 3. 1978	1	Hafen von Antalya	Dijksen & Tuinstra (unveröff.), vgl. Beaman (1986)
21. 6. 1978	8	Bendimahi-Delta (Van G.)	Beaman (1986)
12. 9. 1978	1	zw. Istanbul u. Yalova	Beaman (1986)
18. 9. 1978	1	zw. Istanbul u. Yalova	Beaman (1986)
21. 9. 1978	1	zw. Istanbul u. Yalova	Beaman (1986)
21. 9. 1978	6	Bosporus	Beaman (1986)
20. 9. 1979	2	Erdek b. Bandırma	Beaman (1986)
17. 9. 1982	1	Kızılırmak-Delta	v. Poppel (unveröff.)
25. 9. 1982	1	10 km östl. Trabzon	Dijksen & Zoomer (unveröff.)
28. 5. 1986	1	Göksu-Delta	Martins (1989)
20. 3. 1987	1	Seyhan-Mündung	v. d. Berk (unveröff.)
7. 4.— 8. 5. 1987	5	Yumurtalık	v. d. Berk (unveröff.)
18. 9. 1987	2	Karaburun b. Istanbul	Nilson, Svensson & Ullman (unveröff.)
20. 9. 1987	2	Kartal/Yalova b. Istanbul	Nilson, Svensson & Ullman (unveröff.)

1. 8. 1988	1	Göksu-Delta	de Bruin (unveröff.)
4. 1. 1990	1	Sakarya-Mündung	Dijksen & Blomert (unveröff.)

Falkenraubmöwe (*Stercorarius longicaudatus*)
Mathey-Dupraz (1925) erhielt die Schwanzfedern eines Tieres, das Ende September 1888 auf dem Terkos Gölü bei Istanbul erlegt worden war. Am 29. 9. 1979 zogen zwei adulte oder zweijährige Individuen über den Bosporus (Glutz von Blotzheim & Bauer 1982).

Skua (*Stercorarius skua*)
Vielliard (1968) stellte am 15. 9. 1967 ein wahrscheinlich immatures Tier am Vansee nahe der Insel Ahtamar fest. Jacoby & Jürgens (unveröff.) beobachteten am 30. 12. 1983 ein Individuum beim Tuzla Gölü südlich von Adana und Brinckmeier (unveröff.) eines an der Ceyhan-Mündung am 9. 1. 1990.

Weißkopfmöwe (*Larus cachinnans*)
Mit Glutz von Blotzheim & Bauer (1982) werden die „Silbermöwen" der Küsten der Türkei als eigenständige Art „Weißkopfmöwe" mit den beiden feldornithologisch nicht unterscheidbaren Subspecies *cachinnans* (vom Bosporus ostwärts) und *michahellis* (Mittelmeer) aufgefaßt.

Armeniermöwe (*Larus armenicus*)
Den an wenigen Stellen Zentral- und Ostanatoliens brütenden „Silbermöwen" ist mit Glutz von Blotzheim & Bauer (1982) Artrang zu verleihen.

Eismöwe (*Larus hyperboreus*)
Alléon (1880) sammelte am Bosporus am 23. 2. 1874 ein juveniles Weibchen. Zusätzlich macht er noch etwas unklare Angaben zu zwei Alttieren im Herbst am Bosporus. Ein bisher übersehener Nachweis, womit die Art neu für die türkische Avifauna ist.

Dreizehenmöwe (*Rissa tridactyla*)
Mathey-Dupraz (1924) beobachtete Dreizehenmöwen am Bosporus bei der Verfolgung von Schwärmen kleiner Fische und erwähnte auch Belege juveniler Vögel in der Sammlung des Robert's College Istanbul.

Mindestens ein Alttier und wohl 7 immature Dreizehenmöwen am 23. 9. 1982 am Euphrat bei Birecik (Kinzelbach 1985). Am 5. 1. 1984 ein immatures Tier am Mittelmeer zwischen Silifke und Alanya und am folgenden Tag eines zwischen Alanya und Antalya (Jacoby & Jürgens, unveröff.)

Rüppellseeschwalbe (*Sterna bengalensis*)
Ein Altvogel am 28. 5. 1973 im Göksu-Delta (Witt 1976) ist der einzige Nachweis.

Rosenseeschwalbe (*Sterna dougallii*)
Renckhoff (1972) will im Kızılırmak-Delta ein Paar, das Junge fütterte, beobachtet haben. Diese Meldung, die den ersten Nachweis für die Türkei darstellen würde, wurde von Dijksen & Kasparek (1984) nicht anerkannt.

Küstenseeschwalbe (*Sterna paradisaea*)
Als Ergänzung zu den bei Kumerloeve (1961) aufgeführten Nachweisen am Bosporus: vier mit Flußseeschwalben vergesellschaftete Tiere am 25. 5. 1969 bei Ahlat am Vansee, die auch fotografiert wurden (OST 1972), und am 1. 5. 1970 zwei Tiere zwischen Taşlıçay und Yoncalı (OST 1975). Zwei Meldungen von Renckhoff (1972) wurden von Dijksen & Kasparek (1984) als nicht ausreichend gesichert zurückgewiesen.

Tropfenflughuhn (*Pterocles senegallus*)
Ein Nachweis: ein Weibchen am 18. 7. 1986 in Birecik (Martins 1989).

Steppenhuhn (*Syrrhaptes paradoxus*)
Mitte November 1888, als eine große Invasion selbst Mitteleuropa erreichte, sah Mathey-Dupraz (1923) vier „wunderschöne", aus Rumelien, d. h. der europäischen Türkei, stammende Steppenhühner auf dem Geflügelmarkt Istanbuls. Dieser Nachweis war bisher übersehen worden, so daß die Art neu in der Liste der Vögel der Türkei aufzunehmen ist.

Streifenohreule (*Otus brucei*)
1982 gelang die Erstbeobachtung für die Türkei. Inzwischen sind drei Brutplätze am Euphrat bei Birecik und bei Halfeti bekannt (Berg, Bison & Kasparek 1988).

Rauhfußkauz (*Aegolius funereus*)
Am 15./16. 6. 1979 am Uladağ bei Bursa (Mertens 1981) und im Juni 1981 (20.—27. 6.) im Nationalpark Kızılcahamam nördlich von Ankara gehört (Siering, in: Barıs, Akçakaya & Bilgin 1984). Dazu ein Individuum am 15. 9. 1986 tagsüber auf 3000 m bei Sivrikaya südlich Rize beobachtet (Martins 1989).

Hinduracke (*Coracias benghalensis*)
Pearse, ein in den 1870er Jahren in Istanbul tätiger Vogelsammler, erhielt um 1875 den ganz frischen Balg einer Hinduracke, die an der Bahnlinie zwischen Haydarpaşa und Izmit erlegt worden war. Das Präparat kam in die Sammlung des Robert's College Istanbul (Sclater & Taylor 1876).

Danford (1878) beobachtete Ende April 1876 ein Individuum „between Giaour Keui and Bereketlü", also am Fuß des Aladağ-Gebirgsstockes zwischen Karanfil Dağı und Çamardı.

Kumerloeve (1961) nannte das Istanbuler Belegstück überhaupt nicht, die Danfordsche Beobachtung nur mit Vorbehalt. Da jedoch Danford während seines Türkei-Aufenthaltes den Istanbuler Balg eingehend untersuchte und davon für Dresser eine Beschreibung anfertigte (Dresser 1878), kann man wohl davon ausgehen, daß er mit der Art vertraut war und seine Identifizierung richtig ist.

Steinlerche (*Ammomanes deserti*)
1983 konnte Peter (1990) ein Vorkommen auf den kargen Kalkplateaus bei Birecik entdecken, daß seitdem alljährlich bestätigt wurde (Februar bis August). Es gelangen auch Brutnachweise. Maximal wurden 15 Tiere notiert (zahlreiche Beobachter, unveröff.). Vorhergehende türkische Nachweise gibt es nicht. Ebenso fehlen Beobachtungen von anderen Stellen.

Mohrenlerche (*Melanocorypha yeltoniensis*)
Den Beleg eines Weibchens, das am 14. 10. 1914 an der Lagune Küçük Çekmece bei Istanbul gesammelt wurde, sah Mathey-Dupraz (1922) in der Sammlung des Robert's College Istanbul. Dieser Nachweis wurde bisher übersehen, so daß die Mohrenlerche neu für die Liste der Vögel in der Türkei ist.

Spornpieper (*Anthus novaeseelandiae*)
Mathey-Dupraz (1922) berichtete von einem Tier, das sich am 25. 3. 1894 unter anderen Piepern in Kağithane, heute ein Stadtteil Istanbuls, aufhielt. Unklar bleibt, ob

dieses Exemplar identisch mit jenem ist, das er von der Sammlung im Istanbuler Robert's College aufführt. Kumerloeve (1961) listete den Spornpieper trotz Kenntnis dieser Nachweise nur mit Vorbehalt auf.

Im Rahmen eines invasionsartigen Auftretens des Spornpiepers 1967 in Westeuropa gelangen auch zwei Nachweise in der Türkei: 27. 3. 1967 2 Ex. Silifke und 9. 4. 1967 1 Ex. Beynamer Forst bei Ankara (OST 1969). Danach wurde der Spornpieper einige weitere Male gesehen: am 1. 12. 1969 2 Ex. am Karakot Gölü bei Iskenderun (OST 1972), am 12. 11. 1970 1 Ex. bei Doğubayazıt nahe der iranischen Grenze (OST 1975), am 22. 8. und 26. 8. 1973 bei Akbulak nahe dem Van Gölü (Gallner 1976), am 2. 4. 1986 2 Ex. zwischen Akköy und Didim nahe dem Mäander-Delta (Schwarthoff, unveröff.) und einer, vielleicht sogar drei, am 31. 5. 1988 wieder bei Doğubayazıt (Bezzel, unveröff.). Im Göksu-Delta 2 Ex. am 8. 4. 1971 (OST 1975) und je 1 Ex. am 8. 4. 1986 (Husband et al., unveröff.) und am 5. 4. und 8. 4. 1988 (van der Lee & Manders, unveröff.). Die Nachweise konzentrieren sich demnach deutlich auf den Heimzug Ende März/Anfang April.

Eine Meldung von 2 Ex. am 16. 7. 1967 am Bafasee wurde später als ungenügend gesichert wieder zurückgezogen (Appendix zu OST 1975), womit er auch bei Kasparek (1988) zu streichen ist.

Zitronenstelze (*Motacilla citreola*)

Erstnachweis für die Türkei am 12. 5. 1964 durch ein Weibchen am Beyşehir Gölü, das gefangen und gesammelt wurde (Vauk 1973). Seitdem zahlreiche Beobachtungen einschließlich mehrerer Brutnachweise in Ostanatolien (zahlreiche unveröff. Daten verschiedener Beobachter).

Zypernsteinschmätzer (*Oenanthe cypriaca*)

Eine Vielzahl von Frühjahrsbeobachtungen (März/April) im Göksu-Delta betreffen offenbar nicht Nonnensteinschmätzer, sondern den meist als selbständige Art angesehenen Zypernsteinschmätzer. Bis zu einem genauen Studium dieser Steinschmätzer soll der Zypernsteinschmätzer allerdings nur mit gewisser Einschränkung in die Liste der türkischen Vögel aufgenommen werden. Dies gilt ausdrücklich auch für eine von Martins (1989) mitgeteilte März-Beobachtung im Göksu-Delta. Im Original-Protokoll des Beobachters, das auch mir vorliegt, vermerkt er nämlich ausdrücklich, daß es entweder ein noch nicht ausgefärbter Nonnensteinschmätzer oder ein Zypernsteinschmätzer gewesen sein muß. Martins (l. c.) formulierte daraus „definite *cypriaca*".

Wüstensteinschmätzer (*Oenanthe deserti*)

Am 3. 9. 1956 ein Männchen am Amik Gölü (Kumerloeve 1975a). Inzwischen ein zweites Mal nachgewiesen: Gallner (1976) sah am 17. 8. 1973 ein Einzeltier auf 2200 m am Kuh Dağı südlich des Erçek Gölü (Prov. Van) (vgl. auch Kasparek & van der Ven 1983).

Fahlbürzelsteinschmätzer (*Oenanthe moestra*)

Glimmerveen & Hols (1986) sahen am 25. 5. 1981 ein Männchen zwischen Uzungeçit und Uludere in der Provinz Hakkari, und am 1. 4. 1983 stellten Witt & Ebenhöh nördlich Halfeti am Euphrat ein weiteres Tier fest. Dazu zwei weitere nicht ganz sichere Nachweise aus Südostanatolien (Glimmerveen & Hols l. c.).

Rostbürzelsteinschmätzer (*Oenanthe xanthoprymna*)

Erstmals 1967 in der Türkei nachgewiesen. Seit Beginn der 1980er Jahre als Brutvogel an mehreren Stellen Ost- und Südostanatoliens entdeckt, westwärts bis in die

Ostkette des Amanusgebirges. Dazu Durchzugsbeobachtungen in Süd- und Nordostanatolien (Kumerloeve, Kasparek & Nagel 1984, Kasparek 1986a).

Elsternsteinschmätzer (*Oenanthe picata*)
Drei Meldungen 1967 und 1971 (Warncke 1968, 1972) lassen nicht erkennen, daß der Schwarzkopfsteinschmätzer (*Oenanthe alboniger*), dessen Areal bis nahe an die Türkei heranreicht und der ebenfalls in der Türkei noch nicht nachgewiesen ist, ausgeschlossen werden kann. Ebenso läßt die Beschreibung eines Tieres, das am 18. 3. 1972 im Göksu-Tal bei Mut gesehen wurde (Eggers & Streese 1979), eine Verwechslung nicht ausgeschlossen erscheinen. Damit reichen die Angaben für eine Anerkennung der Beobachtungen als Erstnachweise nicht aus.

Schwarzrückensteinschmätzer (*Oenanthe lugens*)
Kumerloeve (1975a) entdeckte einen Museumsbalg, der am 28. 2. 1914 bei Iskenderun gesammelt worden war (Männchen).

Wüstenprinie (*Scotocerca inquieta*)
Berk et al. (1986) wollen am 27. 10. 1985 am Akyatan Gölü südlich von Adana unter Streifenprinien (*Prinia gracilis*) auch eine Wüstenprinie entdeckt haben. Da sie aber von einer ungefleckten Schwanzunterseite sprechen (d. h. die dortigen weißen Flecken nicht erwähnen), reichen die Angaben für eine Anerkennung nicht aus.

Feldrohrsänger (*Acrocephalus agricola*)
1986, 1987 und 1988 wurden jeweils an derselben Stelle bei Van in Ostanatolien singende Männchen registriert. Es liegt auf der Hand, daß es sich damit um ein Brutvorkommen handeln dürfte (Berg & Bosman 1988). Dies sind die Erstnachweise für die Türkei. Am 3. 7. 1989 im Feuchtgebiet von Karabulak am Fuße des Ararat 3 Ind., davon zwei singend (Gesellschaft Rheinischer Ornithologen, unveröff.).

Buschspötter (*Hippolais caligita*)
Ein Individuum am 9. 9. 1976 bei Ardeşen am Schwarzen Meer (Beaman 1986) ist die bisher einzige Feststellung.

Brillengrasmücke (*Sylvia conspicillata*)
Von Kumerloeve (1961) noch nicht genannt, doch liegen inzwischen sechs Nachweise aus Süd- und Westanatolien vor: am 15. 4. 1969 1 Weibchen bei Side (OST 1972), am 19. 10. 1970 1 immat. östlich Silifke (OST 1975), am 4. 10. 1974 1 adultes Weibchen oder immatures Tier bei Iskenderun (OST 1978), am 7. und 10. 9. 1981 1 Ex. am Belen-Paß (Berg, Husband & Schütze, siehe auch Beaman 1986), am 11. 11. 1983 5 Ex. bei Küçük Kuyu nahe Ayvacık (de Roder 1984) und am 16. 10. 1982 2 Ex. am Burdur Gölü (Berk et al. 1983).

Die Brillengrasmücke ist z. B. auf Zypern eine der häufigsten Grasmücken, wenngleich sehr unauffällig. In der Türkei tritt sie daher zweifelsohne häufiger auf, als die wenigen Nachweise es vermuten lassen. Dennoch kommt bei 5 Ex. bei Ayvacık der Verdacht auf, es könnte sich um Weißbartgrasmücken (*Sylvia cantillans*) gehandelt haben, die dort einen bekannten Brutplatz besitzen. Eine Beschreibung der Beobachtungen wurde für keinen der Nachweise publiziert.

Schuppengrasmücke (*Sylvia melanothorax*)
Bei Anamur ein Männchen am 4. 4. 1986 (Kasparek 1986b) und ein zweites in den Dünen des Göksu-Deltas am 10. 4. 1987 (Dijksen, Kasparek, Kılıç und vier weitere Beobachter, unveröff.). Im Göksu-Delta war bereits am 10. 4. 1985 ein Weibchen beobachtet worden (Kohls und sechs weitere Beobachter, unveröff.). Eine Beschrei-

bung der Beobachtung vom 10. 4. 1987 wurde dem bundesdeutschen Seltenheitenausschuß vorgelegt, der die Beobachtung anerkannte. Der Hinweis von Martins (1989), daß die Meldung vom 4. 4. 1986 zwar für die Schuppengrasmücke sprechen würde, daß aber die Möglichkeit der Verwechslung mit anderen „ähnlichen" Grasmücken nicht auszuschließen sei, ist inkonstruktiv, da keine andere Art genannt wird, auf die die mitgeteilten Kennzeichen passen.

Wüstengrasmücke (*Sylvia nana*)
Vom 27.—28. 11. 1970 wurde ein Einzeltier bei Karataş südlich von Adana beobachtet (OST 1975).

Grünlaubsänger (*Phylloscopus trochiloides*)
Ein oder zwei Individuen wurden am 19. 10. 1967 in den Gärten von Çankaya, Ankara, festgestellt (OST 1969). Nach Beaman (1986) wurden in den letzten Jahren „mehrfach" Grünlaubsänger gesehen.

Gelbbrauenlaubsänger (*Phylloscopus inornatus*)
Als Erstnachweis für die Türkei gilt ein Tier, das am 19. 10. 1967 in den Gärten von Çankaya (Ankara) beobachtet wurde (OST 1969). Weiterhin 3 Ex. vom 17.—18. 1. 1969 bei Karine im Delta des Großen Mäanders (OST 1972) und 1 Ex. am 16. 12. 1977 bei Ereğli am Schwarzen Meer (Beaman 1986).

Lorenzlaubsänger (*Phylloscopus lorenzii*)
In Anlehnung an Martens (1982) werden die braunen Zilpzalpe Nordostanatoliens als eigenständige Art betrachtet, nicht als Subspecies zu *Phylloscopus sindianus* (vgl. auch Kumerloeve 1966a).

Isabellwürger (*Lanius isabellinus*)
Von Kumerloeve (1961) noch nicht genannt, inzwischen aber 8 Nachweise: Ein Weibchen am 13. 5. 1969 bei Silifke (OST 1972), 1 Ex. auf Burgaz am 31. 8. 1972 (OST 1975), 1 Ex. der Subspecies *phoenicuroides* am 17. 8. 1972 bei Erzurum (OST 1975), 1 Ex. am 9. 7. 1981 südlich Halfeti am Euphrat (Poulsen, unveröff.), 1 Ex. am 15. 9. 1982 am Apolyont Gölü (Tucker, Ridgley, Holt u. Parker, unveröff.), 1 Männchen am 11. 5. 1984 zwischen Diyabakır und Kahta (Koch, Macke u. a., unveröff.), 1 Ex. am 6. 8. 1987 am Manyas Gölü (Temple Lang, unveröff.) und 1 Ex. am 28. 8. 1988 zwischen Doğubayazıt und Adılcevaz am Vansee (Ehrengruber, unveröff.).

Von keinem der Nachweise liegt eine ausführliche Beschreibung vor. Möglicherweise wurde der Isabellwürger schon öfters in der Türkei beobachtet, aber nicht registriert, da er oft als konspezifisch mit dem Neuntöter *Lanius collurio* angesehen wird.

Haubenmeise (*Parus cristatus*)
Rigler (1852) nahm die Haubenmeise kommentarlos in seine Liste der Vögel Istanbuls auf. Ganso & Spitzer (1967) berichten von einem Vorkommen um den Abant Gölü in Nordanatolien 1966, das jedoch nicht bestätigt werden konnte (Löhrl briefl.).

Klippenkleiber (*Sitta tephronota*)
Kumerloeve (1961) anerkannte den Klippenkleiber als Teil der türkischen Avifauna, verweist aber nur sehr vorsichtigt auf Tristram. Tristram (1882) hatte 1881 in der Gegend von Adıyaman (Besni) die „large and small forms of Rock-Nuthatch" nebeneinander angetroffen. In derselben Gegend, bei Gaziantep, wurde der Klippenkleiber dann 1972 wieder nachgewiesen. Trotz zahlreicher darauffolgender Feststellungen

und der Veröffentlichung sogar von Klangspektrogrammen (Eggers 1977) wurden von OST (1978) unverständlicherweise noch alle Nachweise als nicht genügend gesichert zurückgewiesen.

Inzwischen wird das Vorkommen des Klippenkleibers in Südostanatolien regelmäßig bestätigt, wenngleich andere Angaben von verschiedenen Orten Ostanatoliens z. T. noch widersprechend sind und durch genaue Beobachtungen bestätigt werden sollten.

Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*)
Rigler (1852) führt den Tannenhäher unter den Vögeln Istanbuls an, und Mathey-Dupraz (1921) fand in den Jahren 1889—1894 während des Herbstzuges regelmäßig einige Tiere auf dem Markt in Istanbul angeboten. Erwartungsgemäß gehörten sie stets der dickschnäbeligen Subspecies *N. c. caryocatactes* an. Unklar ist, warum Kumerloeve (1961), der diese Literaturstellen kannte, diese Nachweise nicht anerkannte. In neuerer Zeit lediglich ein Einzeltier am 6. 11. 1966 am Hirfanlı-Stausee nördlich des Tuz Gölü (OST 1969).

Wüstenrabe (*Corvus ruficollis*)
Jakobsen (1986) beoachtete am 9. 7. 1985 an der türkisch-syrischen Grenze bei Cizre einen Trupp von sieben Tieren, was den türkischen Erstnachweis darstellt.

Einfarbstar (*Sturnus unicolor*)
In Übereinstimmung mit Kumerloeve (1975 b) wird die zunächst übersehene Meldung vom 7. 7. 1928 am Sapanca Gölü (Wahby 1930) wegen mehrerer Unstimmigkeiten in der Veröffentlichung nicht als Nachweis anerkannt.

Gelbkehlsperling (*Petronia xanthocollis*)
Erstmals 1977 im Birecik und seitdem fast alljährlich dort und weiter oberhalb am Euphrat um Halfeti offensichtlich als Brutvogel festgestellt (Beaman 1986 und zahlreiche unveröff. Beobachtungen). Dazu Brutzeitbeobachtungen aus Cizre, Sason bei Kozlu (Prov. Siirt) und Mardin (versch. Beobachter, unveröff.).

Zitronengirlitz (*Serinus citrinella*)
Nach Elwes & Buckley (1870) und Krüper & Hartlaub (1875) hat Robson diese Art bei Istanbul beobachtet. Mathey-Dupraz (1923) berichtet, daß „unser Girlitz der Gebirge" am Bosporus im Herbst durchziehe und eine gewisse Anzahl von Individuen auch den Winter über dabliebe. Er verweist außerdem darauf, daß die Art mit Leimruten leicht zu fangen sei. Wahby (1930) will im September 1926 ein Exemplar bei Kadıköy (Istanbul) gesammelt haben, was aber in Übereinstimmung mit Kumerloeve (1975 b) wegen mehrerer offensichtlicher Fehlbestimmungen dieses Autors als ungenügend gesichert nicht als Nachweis anerkannt wird.

Mongolischer Wüstengimpel (*Bucanetes mongolicus*)
Ein allgemein gehaltener älterer Hinweis auf ein Vorkommen im türkisch-sowjetischen Grenzgebiet. Meldungen von 1989 im Vansee-Gebiet werden derzeit noch geprüft (vgl. auch Bull. Orn. Soc. Middle East 24, 1990: 38).

Wüstengimpel (*Bucanetes githagineus*)
Obwohl der Wüstengimpel schon zu Beginn dieses Jahrhunderts aus dem türkisch-sowjetischen Grenzgebiet angegeben wurde, gelang der erste sichere Nachweis erst 1974. Seitdem mehrfach in Ost- und Südostanatolien sowie einmal in Südanatolien festgestellt (Krieger 1988).

Schneeammer (*Plectrophenax nivalis*)
Unregelmäßiger Durchzügler im Winter am Bosporus nach Mathey-Dupraz (1922). Im Robert's College Istanbul sah er ein Belegstück. Wohl denselben Balg konnte ich dort 1986 bestätigen. Braun (1908c) sah im Winter 1905/06 auf dem Markt in Istanbul ein zum Verkauf angebotenes Stück. Die Mitteilung von Goriup & Parr (1983) beruht auf einer Fehlbestimmung (Goriup, briefl.).

Fichtenammer (*Emberiza leucocephalus*)
Einige Nachweise im letzten Jahrhundert um Istanbul konnten durch Wiederauffinden von Belegexemplaren im British Museum und im Robert's College Istanbul bzw. von bislang übersehenen Literaturstellen bestätigt werden. Seitdem ein neuerer Nachweis: 13. 3. 1974, Ankara (Kasparek 1986c).

Hausammer (*Emberiza striolata*)
Dresser (1871) berichtete, daß der „unermüdliche Mr. T. Robson" die Hausammer bei Istanbul angetroffen hätte, sie aber dort als sehr selten einstuft. Robson war ein in Istanbul mehrere Jahre tätiger Vogelsammler, der in Europa zahlreiche Ornithologen — darunter auch Dresser — beliefert. Dresser selber hat offenbar von Robson keine Hausammer aus der Türkei bekommen, doch sahen Elwes & Buckley (1870) in Robsons Privatsammlung ein Stück.

Waldammer (*Emberiza rustica*)
Den beiden Winternachweisen aus den 1880er Jahren bzw. aus den ersten Jahren dieses Jahrhunderts, die Kumerloeve (1966a) aufführte, kann ein dritter hinzugefügt werden: Robson, der in Istanbul ansässig war, sammelte am 24. 10. 1871 in Büyükdere, heute ein Stadtteil Istanbuls, ein immatures Weibchen (Dresser 1871).

Weidenammer (*Emberiza aureola*)
Hollom (1971) führt die Weidenammer in seiner türkischen Artenliste als „vagrant" auf. Da aber offenbar entsprechende Nachweise fehlen, ist die Art zu streichen.

Diskussion

Die Erarbeitung einer neuen „check-list" der Vögel der Türkei nach dem hier aufgearbeiteten Material ergibt 439 Arten und somit einen erheblichen Anstieg gegenüber Kumerloeve, der vor einem Vierteljahrhundert 366 Arten, also 73 weniger, auflisten konnte (Kumerloeve 1961). Allerdings handelt es sich nur zum Teil um echte Neunachweise. Unter den „neuen" Arten befinden sich nämlich viele, bei denen alte Meldungen neu beurteilt wurden bzw. bisher übersehene Meldungen eingebracht wurden. Geringe Verschiebungen gab es auch durch das unterschiedliche Untersuchungsgebiet: Kumerloeve behandelte nur Kleinasien, also die Türkei ohne ihren europäischen Teil sowie den nach Syrien hineinragenden Landesteil. Hier wird aber das gesamte Staatsgebiet zugrundegelegt. Kleine Verschiebungen ergaben sich auch durch Anwendung einer modernen Systematik.

Bei der Beurteilung von historischen Meldungen konnte nicht nach einem einheitlichen Schema vorgegangen werden. Zwangsläufig sind manche Entscheidungen, ob eine Meldung als Nachweis anzuerkennen ist, sehr subjektiv getroffen worden. Das Prinzip, ältere Meldungen nur dann anzuerkennen, wenn Hinweise auf diagnostische Merkmale, Angabe von Zeugen oder Überprüfung durch einen Kenner erfolgte (Bezzel 1990), wurde nicht praktiziert. Dieses Prinzip widerspricht der Arbeitsweise früherer Ornithologen-Generationen und würde bei konsequenter Anwendung letztlich zu einem enormen Informationsverlust führen: Ein Großteil der Meldungen aus dem 19. Jahrhundert und selbst aus dem 20. Jahrhundert wäre gänzlich zu streichen. Heute als selbstverständlich geltende Maßstäbe lassen sich nicht mehr rückwirkend einführen. Selbst wenn durch dieses Vorgehen vielleicht manche alte Meldung fälschlicherweise als Nachweis anerkannt wird, scheint dies doch noch das geringere Übel zu sein, als auf einen Großteil dieser älteren Informationen gänzlich zu verzichten.

Ältere Meldungen wurden u. U. auch dann berücksichtigt, wenn sie nicht mit exaktem Datum (im 19. Jh. zumindest mit Jahr) und Ort publiziert sind (vgl. Bezzel 1990). Ziel war es also, möglichst viele hinreichend verläßliche Informationen zusammenzustellen, die den Status einer Vogelart beschreiben. Kriterium der Verwertbarkeit der jeweiligen Informationen war also nicht, ob sie in einer numerisch erfaßbaren Form (Datum, Anzahl, ggf. Koordinaten des Beobachtungsortes) vorliegen. Am Beispiel der Schneeammer mag diese Problematik verdeutlicht werden. Von dieser Art gibt es aus der Türkei drei Meldungen:

1. Mathey-Dupraz (1922) berichtete, die Schneeammer würde am Bosporus im Winter unregelmäßig durchziehen und sei oft mit anderen Finkenvögeln vergesellschaftet.
2. Ebenfalls Mathey-Dupraz (1922) sah im Istanbuler Robert's College einen Balg. Offensichtlich der gleiche Balg wurde von mir in der gleichen Schule über 60 Jahre später (1986) noch aufgefunden. Eine Beschriftung des Präparats fehlte damals wie heute.
3. Braun (1908c) sah im Winter 1905/06 auf dem Markt in Istanbul eine Schneeammer feilgeboten, für die der Händler drei „Medijdié (12 Mark)" haben wollte.

Nach obigen Richtlinien würde keine der Meldungen als Nachweis geführt werden können. Im Fall 1—2 fehlt ein Datum, in allen drei Fällen fehlen diagnostische Hinweise, Zeugen oder die Überprüfung durch Kenner. Damit würde die Schneeammer als in der Türkei noch nicht nachgewiesen gelten, obwohl klar zu sein scheint, daß sie zu Beginn dieses Jahrhunderts mehr oder weniger regelmäßig als Wintergast am Bosporus auftauchte.

Der Anspruch auf einwandfreie wissenschaftliche Dokumentation von Seltenheitennachweisen (vgl. die ausführliche Diskussion bei Barthel & Bezzel 1990) wird selbst bei der Mehrzahl der neuesten Publikationen zur türkischen Avifauna nicht erfüllt. So werden viele Meldungen in den „Bird Reports" der britischen „Ornithological Society of the Middle East" (zuletzt: Martins 1989) ungeprüft oder nicht ausreichend geprüft veröffentlicht, wodurch viele Falschmeldungen in die Literatur eingeschleppt werden (s. Bemerkung unter Zypernsteinschmätzer). Die Einrichtung eines Seltenheitenausschusses ist daher unumgänglich, stößt aber durch das fehlende türkische Beobachternetz und türkische Expertise sowie durch die Vielsprachigkeit der ausländischen Beobachter auf Schwierigkeiten. Eine Initiative des Verf. geht dahin, einen multinationalen Seltenheitenausschuß zu konstituieren, der sich bei seiner Arbeit weitgehend auf bereits existierende nationale Seltenheitenausschüsse stützt.

Literatur

Aharoni, J. (1911): Am Brutplatz von *Plotus chantrei*, Oustalet. — Z. f. Oologie 1: 33—35.

Akçakaya, R &. C. Bilgin (1987): Kuşlar. p. 183—203. In: A. Kence (ed.), Türkiye'nin Biyolojik Zenginlikleri. — Türkiye Çevre Sorunları Vakfi, 316 pp.

— & — (1989): Türkiye kuşları tür listesi (Aralık 1986). p. 139—156. In: A. Ertan, A. Kılıç & M. Kasparek (eds.), Türkiye'nin önemli kuş alanları. — Istanbul, 160 + xvi pp.

Albrecht, S. (1986): Notes on the birds of Ereğli, Black Sea coastlands, Türkey 1976—1978. — Sandgrouse 8: 74—92.

Alléon, A. (1880): Catalogue des oiseaux observés aux environs de Constantinople. — Bull. Soc. zool. France 5: 80—116.

Barış, S., R. Akçakaya & C. Bilgin (1984): The Birds of Kızılcahamam. — Birds of Turkey 3: 1—36.

Barthel, P. H. & E. Bezzel (1990): Feststellungen seltener Vogelarten: Ihre faunistische Bewertung und wissenschaftliche Bedeutung. — Vogelwelt 111: 64—81.

Bauer, W., O. v. Helversen, M. Hodge & J. Martens (1969): Catalogus Faunae Graeciae (ed. A. Kanellis). Pars II. Aves. — Thessaloniki, 203 pp.

Beaman, M. (1986): Turkey: Bird Report 1976—1981. — Sandgrouse 8: 1—41.

Berg, A. B. van den, P. Bison & M. Kasparek (1988): Striated Scops Owl in Turkey. — Dutch Birding 10 (4): 161—166.

— & C. A. W. Bosman (1988): Paddyfield Warbler, *Acrocephalus agricola*, at Van Gölü, eastern Turkey. — Zoology in the Middle East 2: 16—18.

Berk, V. van den, N. van den Berk, R. G. Bijlsma & F. E. de Roder (1983): The importance of some wetlands in Turkey as transient and wintering areas for waterbirds. — Zwolle, 64 pp.

— , D. van Dorp, O. van Hoorn & R. Vos (1986): Cranes and waterfowl counts of some Turkish wetlands. — WIWO Report 10: 1—62.

Bezzel, E. (1986): Lesser Sandplover, *Charadrius mongolus*, in Turkey. — Zoology in the Middle East 1: 24—26.

— (1990): Seltene Singvögel in Bayern: Kritische Durchsicht publizierter Einzeldaten. — Garmischer Vogelkdl. Ber. 19: 1—27.

Biermann, W. H. (1961): De late voorjaarstrek. — Ardea 49: 78—82.

Boessneck, J. (1987): Frühbronzezeitliche Knochenfunde des Nonnenkranichs (*Grus leucogeranus*) aus der Südtürkei. — Ökologie der Vögel 9: 127—129.

Boettcher, H. v. (1919): Ornithologische Beobachtungen in der Muss-Alla-Gruppe (Rila-Gebirge) 1916—1919. — J. Orn. 67: 233—257.

Boev, Z. (1988): Pyrvi dokozatelstva za cyščestvyvaneto na tetreva (*Tetrao tetrix* [L.]) (Aves, Tetraonidae) v Bulgarija. — Acta Zool. bulg. 36: 72—77, Sofija.

Botev, B. & C. Pešev (1985): Červena kniga na NR Bulgarija. Tom 2. — Životni. Sofija, Izdatelstvo na Bulgarskata Akademija na Naukite, 183 pp.

Bouwman, R. G. (1987): Crab Plover in Turkey in July 1986. — Dutch Birding 9 (2): 65—67.

Braun, F. (1907): Ein ornithologischer Ausflug in das Tal des Menderes. — Gef. Welt 15: 186—187.

— (1908 a): Unsere Kenntnis der Ornis der kleinasiatischen Westküste. — J. Orn. 56: 539—626.

— (1908 b): Vom winterlichen Vogelleben der kleinasiatischen Westküste. — Schr. Naturf. Ges. Danzig, N. F., 12 (2): xxv—xxxi.

— (1908 c): Winterliches Vogelleben in Rumelien. — Natur und Haus 16 (1907—08): 257—261.

Bräuning, C. (1984): Wilsonwassertreter (*Phalaropus tricolor*) in der Türkei. — Orn. Mitt. 36: 139.

Bruin, S. de (1989): Spotted Sandpiper in Turkey in August 1988. — Dutch Birding 11: 121—122.

Colin, D. (1982): Ornithologische notities bij de Wielewaal-reis naar Turkije. — De Wielewaal 48: 147—152.

Danford, C. G. (1877—78): A contribution to the ornithology of Asia Minor. — Ibis 4. Ser., 1, 1877: 261—274; 2, 1878: 1—35.

— (1880): A further contribution to the ornithology of Asia Minor. — Ibis 4. Ser., 4: 81—99.

Davidson, N. (1985): A possible hybrid Common Crane x Siberian White Crane in Turkey. — Bull. Orn. Soc. Middle East 15: 1—3.

Dijksen, L. J. & M. Kasparek (1985): The Birds of the Kızılırmak Delta. — Birds of Turkey 4: 1—47.

— & — (1988): The Birds of Lake Acı. — Birds of Turkey 7: 1—36.

— & P. van der Wolf (1987): Mid-winter waterfowl census Turkey January 1987. — WIWO report 18: 1—47.

Dresser, H. E. (1871—78): A History of the Birds of Europe. Bd. IV, 1871, Bd. V, 1878. — London.

Eggers, J. (1977): Weiteres zum Vorkommen des Klippenkleibers (*Sitta tephronota*) in der Südosttürkei. — Vogelwelt 98: 25—27.

Eggers, J. & U. P. Streese (1979): Gesammelte Beobachtungen zur Avifauna der Türkei (II). — Mitteilungsblatt DBV Landesverband Hamburg, Sonderheft 7: 79—84.

Elwes, H. J. & T. E. Buckley (1870): A list of the birds of Turkey. — Ibis, N. S., 6: 59—77, 188—201, 327—341.

Gallner, J.-C. (1976): Observations ornithologiques nouvelles dans la region de Van (Turquie). — Alauda 44: 111—117.

Ganso, M. & G. Spitzer (1962): Weitere Beiträge zur Avifauna Kleinasiens. — Egretta 2: 9—25.

Gengler, J. (1920): Balkanvögel. Ein ornithologisches Tagebuch. — Altenburg & Leipzig, 210 pp.

Glimmerveen, U. & H. Hols (1986): Red-rumped Wheatear, *Oenanthe moestra*, in Turkey. — Zoology in the Middle East 1: 26—28.

Glutz von Blotzheim, U. N. & K. M. Bauer (1982): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 8/1. Charadriiformes. — Wiesbaden, 699 pp.

—, — & E. Bezzel (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. V. — Frankfurt, 700 pp.

Goriup, P. D. & D. Parr (1983): Report on a survey of bustards in Turkey March 22 to May 10, 1981. — ICBP Study Report 1: 1—56.

Groh, G. (1968): Ornithologische Reiseeindrücke aus Griechenland und der Türkei. — Mitt. Pollichia (3. Reihe) 5: 163—170.

Haaß, Ch. (1990): First record of the Storm Petrel, *Hydrobates pelagicus*, in Turkey. — Zoology of the Middle East 4: 23—24.

Harrap, S. (1987): Comments on historical records of the Siberian White Crane in Turkey. — Bull. Orn. Soc. Middle East 19: 18—19.

Have, T. M. van der, V. M. van den Berk, J. P. Cronau & M. J. Langeveld (1988): South Turkey Project. — WIWO Report 22: 1—217.

— , —, — & — (1989): Importance of the Çukurova Deltas, Southern Turkey, for migrating waders and other waterbirds in spring. — Sandgrouse 11: 76—88.

Huş, S. (1974): Av Hayvanları ve Avcılık (2. Aufl.). — Istanbul Üniversitesi Orman Fakültesi Yayınları 202: 1—406.

Hollom, P. A. D. (ed.) (1971): Check list of the birds of Turkey. — Ed. by the Ornithological Society of Turkey, London, 34 pp.

Jakobsen, O. (1986): Occurrence of the Brown-necked Raven, *Corvus ruficollis*, at Cizre in Eastern Turkey. — Zoology in the Middle East 1: 32—33.

Kasparek, M. (1985): Die Sultanssümpfe: Naturgeschichte eines Vogelparadieses in Anatolien. — Heidelberg, 154 pp.

— (1986a): New records of the Red-tailed Wheatear, *Oenanthe xanthoprymna*, in Turkey. — Zoology in the Middle East 1: 51—54.

— (1986b): The Cyprus Warbler, *Sylvia melanothorax*, recorded in Turkey. — Zoology in the Middle East 1: 54—56.

— (1986c): On records of the Pine Bunting, *Emberiza leucocephalos*, in Turkey from the last century. — Zoology in the Middle East 1: 56—59.

— (1987a): Historical records of the Siberian White Crane in Turkey. — Bull. Orn. Soc. Middle East 18: 4—5.

— (1987b): The Birds of Lake Kulu. — Birds of Turkey 5: 1—42.

— (1988): Der Bafasee: Natur und Geschichte in der türkischen Ägäis. — Heidelberg, 176 pp.

— (1991a): Die Vögel der Türkei: eine kommentierte Artenliste. — Heidelberg (im Druck).

— (1991b): Liste von Wiederfunden beringter türkischer Vögel. — Heidelberg (im Druck).

— & J. A. van der Ven (1983): The Birds of Lake Erçek. — Birds of Turkey 1: 1—23.

Kasparyan, A. (1956): A preliminary systematic list of the birds of Turkey. — Istanbul Üniv. Fen Fak. Mecmuasi, Ser. B, 21: 27—48.

Kinzelbach, R. (1985): Die Dreizehenmöwe (*Rissa tridactyla*) als Wintergast am Euphrat. — Vogelwarte 33: 163—165.

Krieger, H. (1988): The Trumpeter Finch, *Bucanetes githagineus*, in Turkey. — Zoology in the Middle East 2: 43—45.

Krüper, T. & G. Hartlaub (1875): Zeiten des Gehens und Kommens und des Brütens der Vögel in Griechenland und Ionien. — Griechische Jahreszeiten (ed. A. Mommsen) 3: 152—330.

Kumerloeve, H. (1961): Zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens. — Bonn. zool. Beitr., Sonderheft 1961: 1—318.

— (1963): L'avifaune du lac d'Antioche (Amik Gölü — Göl Başi) et ses alentours. — Alauda 31: 110—136, 161—210.

— (1966a): Ergänzungen zur Avifauna Kleinasiens. — Bonn. zool. Beitr. 17: 257—259.

— (1966b): Liste systématique revisée des espèces d'oiseaux de Turquie. — Alauda 34: 165—182.

— (1967a): Zum Brutvorkommen der Samtente, *Melanitta fusca* (L.), im transkaukasisch-(armenisch-)nordostkleinasiatischen Hochland. — Anz. orn. Ges. Bayern 8: 63—65.

— (1967b): Neue Beiträge zur Kenntnis der Avifauna von Nordost- bis Ost-Kleinasien. — Istanbul Üniv. Fen Fak. Mecmuası, Ser. B, 32: 79—213.

— (1970): Zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens und der europäischen Türkei. — Istanbul Üniv. Fen Fak. Mecmuası, Ser. B, 35: 85—160.

— (1975a): Zur Verbreitung der Steinschmätzer (*Oenanthe*)-Arten in der Türkei. — Bonn. zool. Beitr. 26: 183—198.

— (1975b): The History of Ornithology in Turkey. — Bird Report 3, 1970—73: 289—319.

— (1989): Zum Vorkommen des Nimmersatts (*Mycteria ibis*) im Vorderen/Mittleren Orient. — Orn. Mitt. 41: 22.

—, M. Kasparek & K.-O. Nagel (1984): Der Rostbürzelsteinschmätzer, *Oenanthe xanthoprymna* (Hemprich & Ehrenberg 1833), als neuer Brutvogel im östlichen Anatolien (Türkei). — Bonn. zool. Beitr. 35: 97—101.

Landerer, (1858): Mitteilungen aus Griechenland. III. Über die Jagd. — Korresp.Bl. zool. min. Ver. Regensburg 12: 197—198.

Lehmann, H. (1971): Vögel (Non-Passeriformes) eines bisher unbekannten Seengebietes in Zentralanatolien. — Vogelwelt 92: 161—181.

Lensink, R. (1987): Notes on the birds of some wetlands in northeast Greece and Turkey. — WIWO Report 19: 1—35.

Martens, J. (1982): Ringförmige Arealüberschneidung und Artbildung beim Zilpzalp, *Phylloscopus collybita*. — Z. zool. Syst. Evol.Forsch. 20: 82—100.

Martins, R. P. (1989): Turkey Bird Report 1982-6. — Sandgrouse 11: 1—41.

Mathey-Dupraz, A. (1921—1925): Notes ornithologiques de la région du Bosphore. — Orn. Beob. 18, 1921: 183—187; 19, 1922: 116—119; 20, 1923: 9—12, 24—27; 21, 1923: 21—24; 21, 1924: 56—58, 189—191; 22, 1925: 6—8.

Mertens, R. (1974): Erstnachweis des Schieferfalken (*Falco concolor*) für die Türkei. — Jber. naturw. Ver. Wuppertal 27: 137—138.

— (1981): Erstnachweis des Rauhfußkauzes (*Aegolius funereus*) für die Türkei. — Vogelwelt 102: 30—31.

Murphy, Ch. (1984): Recent trips to Eastern Turkey. — Bull. Orn. Soc. Middle East 13: 8—12.

Ogilvie, I. H. (1954): Bird notes from northern Asia Minor. — Ibis 96: 81—90.

OST (Ornithological Society of Turkey): Bird Report, 1966—67 (publ. 1969), 1968—69 (publ. 1972), 1970—73 (publ. 1975), 1974—75 (publ. 1978). — London.

Peter, H. (1990): Waldrappdämmerung am Euphrat. — Heidelberg, 116 pp.

Petretti, A. & F. (1980): Observations ornithologiques dans les milieux desertiques et semidesertiques de la Turquie Centrale et Sud-Orientale. — Gerfaut 70: 273—278.

Reiser, O. (1904): Zur Kenntnis der Vogelwelt von Konstantinopel. — Orn. Jb. 15: 153—156.

— (1905): Materialien zu einer Ornis Balcanica. III. Griechenland und die griechischen Inseln (mit Ausnahme von Kreta). — Wien, 589 + iv pp.

Renckhoff, M. (1972): Bemerkenswerte Beobachtungen 1971 im Balik-Gölü-Gebiet (Nordtürkei). — Orn. Mitt. 24: 63—73.

Rigler, L. (1852): Die Türkei und deren Bewohner in ihren naturhistorischen, physiologischen und pathologischen Verhältnissen vom Standpunkte Constantinopel's. — Wien, 1. Bd.

Roder, F. E. de (1984): Waterbirds on some Turkey's Wetlands. — Zwolle, 36 pp.

Sclater, P. L. & E. C. Taylor (1876): Ornithological Notes from Constantinople. — Ibis, 3. Ser., 6: 60—65.

Schmidtke, K. & H. Utschick (1980): Ornithologische Ergebnisse einer Türkeifahrt. — Anz. orn. Ges. Bayern 19: 57—74.

Szijj, J. & H. H. Hoekstra (1968): Report of the first IWRB Mission to Turkey. — IUCN Publ. n. s. 12: 58—68 (Proc. Technical Meeting on Wetland Conserv. Turkey 1967).

Tchihatchef, P. de (1864): Le Bosphore et Constantinople. — Paris.

Tristram, H. B. (1882): Ornithological Notes of a Journey through Syria, Mesopotamia, and Southern Armenia in 1881. — Ibis, 4. Ser., 6: 402—419.

Turan, N. & T. Gürpınar (1976): National Report: Turkey. — Proc. Int. Conf. Conservation Wetlands and Waterfowl, Heiligenhafen, 1974 (p. 158—163).

Turan, N. & A. Nebioğlu (1969): Baltık Kazı. — Av Dergisi 2 (1): 15.

Vader, W. J. M. (1965): Bird observations by the "Dutch Biological Expedition Turkey 1959". — Ardea 53: 172—204.

Vauk, G. (1973): Ergebnisse einer ornithologischen Arbeitsreise an den Beyşehir-Gölü (SW-Anatolien) im April/Mai 1964. — Beitr. Vogelk. 19: 125—260.

Vielliard, J. (1968): Résultats ornithologiques d'une mission travers la Turquie. — Istanbul Üniv. Fen Fak. Mecmuası, Ser. B, 33: 67—170.

Voous, K. H. (1973, 1977): List of Recent Holarctic Bird Species. — Ibis 115, 1973: 612—638; 119, 1977: 223—250, 376—406.

Wahby, A. (1930): Les Oiseaux de la région de Stamboul et ses environs. — Bull. Soc. zool. Genève 4: 171—175.

Walters, M. (1988): Letters. — Bull. Orn. Soc. Middle East 20: 44.

Warncke, K. (1968): Nachwinterliche Beobachtungen an türkischen Brutvögeln. — Vogelwelt, Beih. 2: 89—102.

— (1972): Beitrag zur Vogelwelt der Türkei im Bereich der Südgrenze. — Vogelwelt 93: 23—27.

Watson, G. E. (1962): Three Sibling Species of *Alectoris* Partridge. — Ibis 104: 353—367.

Witt, H. (1976): Beobachtungen zum Vorkommen und zur Brut einiger Non-Passeres an der türkischen Südküste bei Silifke. — Vogelwelt 97: 139—145.

Max Kasparek, Bleichstraße 1, D-6900 Heidelberg, Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 3-4	S. 203—212	Bonn, Dezember 1990

Taxonomy and evolution of the North African ocellated lizard, *Lacerta pater* (Lataste, 1880) (Sauria: Lacertidae)

José A. Mateo

Abstract. Morphological variations (biometry, pholidosis, pattern and colour) were studied in the North African lizard *Lacerta pater.* Whereas biometric characters do not vary geographically there are some pholidotic and colour pattern differences between eastern (Tunisian and Algerian) and western (Moroccan) populations. The data confirm the validity of the subspecies *Lacerta pater tangitana* (Boulenger, 1887).

Key words. Lacertidae, taxonomy, NW Africa, *Lacerta pater.*

Introduction

The systematics of *Lacerta pater* have been little studied in comparison with those of the closely related species *Lacerta lepida* Daudin, 1802.

The ocellated lizards of north Africa were described by Lataste (1880) as a subspecies of *Lacerta ocellata.* However, Boulenger (1887) reported morphological differences between two populations of this lizard, and described a new subspecies found near Tangier: *Lacerta ocellata tangitana.* Separation between *Lacerta ocellata pater* and *Lacerta ocellata tangitana* was based on the number of femoral pores and dorsal scales.

Some 30 years later Boulenger (1920) retracted his earlier proposal that *Lacerta ocellata tangitana* was a subspecies and synonymized the taxon on the basis of occurrence of animals around Oran with the characteristics of *Lacerta ocellata tangitana,* together with other animals which had the characteristics of the nominal subspecies.

From that time, to the present, almost all the published works on this subject appear to have avoided describing any difference between the populations, although there are some exceptions (e. g. Angel 1946).

Recently, Bischoff (1982) brought the matter to light again when he showed that *Lacerta lepida* and *L. pater* were two different species because it was difficult to find crosses and back-crosses and he questioned whether the *tangitana* subspecies could be considered a valid subspecies.

This paper considers the most notable differences between these populations in an attempt to resolve this taxonomic problem, and also to provide new information on the evolution of the species.

Material and Methods

A total of 209 adult specimens of *Lacerta pater* were used in this study. The specimens belong to the collections of the British Museum, London (53); the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (26); the Musée National d'Histoire Naturelle, Paris (15); the Naturhistorisches Museum, Vienna (2); the Institut de Recherche, Rabat (16), and the Estación Biológica de Doñana, Seville (97). The area enclosed by the places of capture constitutes an acceptable coverage of the species distribution.

The specimens were grouped on the following medium-sized natural regions: the Rif and surrounding area, the Middle Atlas mountains, the Great Atlas mountains, Tell and the Western Algerian plateau (W. Algeria), Aures and Kabilia (E. Algeria), and Kroumiria and Dorsal Tunisian mountains (Tunisian distribution).

Measurements were made of the following biometric and pholidotic characters of each specimen: snout-vent length (Svl), head length (Hl), head width (Hw), snout length from preocular scale to front region of rostral plate (Sntl), distance between nostrils (Nosd), mentonian groove length (Menl), length of posterior extremity (Legl), width of occipital scale (Occ), width of the frontal scale (Fron), number of dorsal scales in a transversal row (Dor), number of ventral scales in transverse and longitudinal rows (Vent & Venl), number of femoral pores (Fem), number of collar scales (Col), number of gular scales from the mentonian groove to collar (Gul), number of supraciliary granules (Scg), and number of scales around preanal plate (Sap).

The differences of colour and patterns were evaluated on the basis of the presence or absence in each individual of the following characteristics: dorsal ocelli, ocelli on tail, open ocelli, sharp band, blue spots, blue spots only on front, encircled blue spots, background screen, green colour in the tail, pattern on neck, pattern on head, pattern on hindlegs and pattern on forelegs.

The data clusters were constructed using a matrix of euclidean distances and the groupings of the different Operative Taxonomical Units (OTU's) were obtained by the sum of squares method. All these operations and the discriminant analysis were carried out using the P2M and P7M programs, respectively, of BMDP packet (Dixon, 1983).

Results

Biometry and Pholidosis

After applying two discriminant function analyses (for males and females) to pholidotic and biometric data, only two variables gave significant F values in each analysis. These were femoral pores (Fem) (for males $F_{(5,103)} = 19.15$; for females $F_{(2,92)} = 13.78$) and the number of dorsal scales (Dor) (for males $F_{(10,206)} = 9.42$; for females $F_{(4,184)} = 7.32$).

Table 1: Hemimatrices of F interpopulational values resulting from the two discriminant analyses applied to biometric and pholidotic data.

Males		Rif 1	Mid. Atl. 2	Gr. Atl. 3	W. Alg. 4	E. Alg. 5	Tunisia 6
1	Rif	—			**	**	**
2	Middle Atlas	2.27	—		**	**	**
3	Great Atlas	0.24	1.47	—	**	**	**
4	W. Algeria	20.96	13.59	23.80	—		*
5	E. Algeria	26.14	18.84	28.18	1.78	—	
6	Tunisia	43.23	37.28	53.99	4.79	0.15	—
Females		1	2	3	4	5	6
1	Rif	—			**	**	**
2	Middle Atlas	1.32	—		**	**	**
3	Great Atlas	0.67	0.99	—	**	**	**
4	W. Algeria	6.12	11.17	20.78	—		
5	E. Algeria	12.37	12.52	12.27	0.27	—	
6	Tunisia	23.42	27.17	15.14	1.54	0.22	—

* sign. $p \leqq 0.05$; ** sign. $p \leqq 0.01$

The F values for each population are given in Table 1 and they show that the Moroccan populations (Rif, Middle Atlas and Great Atlas) show no significant differences among themselves. This is also apparent with the Algerian and Tunisian populations, except in males from Western Algeria and Tunesia (p ≦0.05). On the contrary, each of the Moroccan populations differs significantly from all of the rest (p ≦0.01).

Mean values for every variable used in this analysis can be seen in Table 2.

Pattern and Coloration

Unlike *Lacerta lepida* (Mateo 1988), the coloration of one population of the African ocellated lizards displays as much variation as is seen in the remaining species

Table 2: Population average values of the biometric and pholidotic variables used in this paper. (Abbreviations can be read in the paragraph Material and Methods).

	Rif	Midd. Atl.	Great Atl.	W. Alger.	E. Alger.	Tunisia
Males						
Dor	83.000	79.620	79.960	79.860	77.110	65.320
Venl	7.500	8.000	7.520	7.670	8.000	7.870
Vent	30.170	29.930	28.910	30.500	30.660	29.800
Fem	18.830	18.330	18.540	17.830	15.200	14.880
Col	12.370	12.390	12.070	12.670	12.680	12.750
Gul	26.870	27.330	27.370	28.330	25.700	24.210
Scg	6.120	6.810	7.130	5.670	5.600	5.580
Svl	141.310	138.150	139.980	141.420	140.220	144.360
Hl/Svl	0.263	0.261	0.261	0.276	0.261	0.269
Hw/Hl	0.486	0.493	0.482	0.486	0.494	0.516
Nosd/Hl	0.145	0.148	0.144	0.141	0.154	0.143
Sntl/Hl	0.355	0.359	0.359	0.346	0.368	0.365
Menl/Hl	0.369	0.381	0.371	0.380	0.383	0.385
Legl/Svl	0.497	0.505	0.495	0.496	0.493	0.486
Occ/Fron	0.927	0.967	0.991	0.850	0.870	0.929
No.	12	18	17	21	15	24
Females						
Dor	83.640	80.100	78.640	76.120	73.690	75.140
Venl	6.640	7.940	7.580	8.000	7.800	8.000
Vent	31.090	31.110	30.170	31.820	31.290	31.070
Fem	18.900	17.110	17.080	15.310	14.050	14.860
Col	12.780	12.140	11.870	12.110	12.320	12.280
Gul	25.890	26.110	26.620	25.540	25.000	25.780
Scg	5.890	6.610	7.120	6.560	5.470	5.560
Svl	137.690	133.160	138.690	138.560	133.680	144.410
Hl/Svl	0.236	0.231	0.244	0.235	0.221	0.235
Hw/Hl	0.441	0.489	0.473	0.489	0.488	0.480
Nosd/Hl	0.147	0.151	0.140	0.149	0.159	0.143
Sntl/Hl	0.377	0.376	0.353	0.370	0.389	0.371
Menl/Hl	0.395	0.386	0.374	0.392	0.381	0.399
Legl/Svl	0.458	0.475	0.453	0.474	0.451	0.460
Occ/Fron	0.792	0.812	0.867	0.735	0.766	0.808
No.	10	20	15	14	13	28

distribution. The only exceptions are the unique presence of an intense-yellow on the throat of the males of the eastern populations and the absence of green colour in the tails of the western lizards. It should be pointed out that even if the colouring of the tail is easily seen in all the specimens, dead or live, the yellow throat coloration is only seen in live specimens.

In contrast to the small variation in coloration, the designs of these animals display considerable modifications throughout their area of distribution. The clusters in Figure 1 were obtained from the presence-absence data for patterns and coloration (Table 3). These schematic trees always tend to group the populations of the eastern region on one hand, and the Moroccan populations on the other and this separation is the same for both males and females, however, the females display wider differences.

Table 3: Regional presence proportions of each character used in this paper.

	Rif	M. Atl.	G. Atl.	W. Alg.	E. Alg.	Tunis.
Males						
Presence of Ocelli	0.60	0.36	0.38	0.33	0.36	0.47
Ocelli on Tail	0.20	0.43	0.00	0.00	0.29	0.20
Open Ocelli	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00
Sharp Bands	0.00	0.07	0.00	0.00	0.14	0.00
Blue Spots	1.00	0.86	1.00	1.00	1.00	1.00
Blue Spots only on Front	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Encircled Blue Spots	1.00	0.64	0.77	0.67	0.78	0.27
Background Screen	0.60	0.93	0.92	1.00	0.86	0.87
Green Colour on Tail	0.20	0.21	0.08	0.67	1.00	1.00
Pattern on Neck	0.60	0.29	0.38	0.67	0.36	0.47
Pattern on Pileum	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.07
Pattern on Hindlegs	0.40	0.36	0.54	0.67	0.57	0.80
Pattern on Forelegs	0.00	0.07	0.08	0.00	0.36	0.40
No.	10	14	13	6	14	15

	Rif	M. Atl.	G. Atl.	Alg.	Tunis.
Females					
Presence of Ocelli	0.88	0.87	0.83	0.79	0.84
Ocelli on Tail	0.88	0.47	0.58	0.79	0.63
Open Ocelli	0.00	0.00	0.00	0.42	0.47
Sharp Bands	0.38	0.07	0.00	0.42	0.42
Blue Spots	1.00	0.93	1.00	0.95	1.00
Blue Spots only on Front	0.13	0.27	0.00	0.16	0.11
Encircled Blue Spots	0.88	0.87	0.83	0.58	0.79
Background Screen	0.88	0.93	1.00	0.05	0.21
Green Colour on Tail	0.13	0.13	0.00	1.00	1.00
Pattern on Neck	0.88	0.73	0.83	0.47	0.47
Pattern on Pileum	0.00	0.00	0.00	0.05	0.05
Pattern on Hindlegs	0.80	0.67	0.42	0.63	0.47
Pattern on Forelegs	0.25	0.27	0.00	0.21	0.21
No.	7	15	12	19	19

G. Atl.: Great Atlas; M. Atl.: Middle Atlas; Rif: Rif; W. Alg.: West Algeria; E. Alg.: East Algeria; Alg.: Algeria; Tunis.: Tunisia.

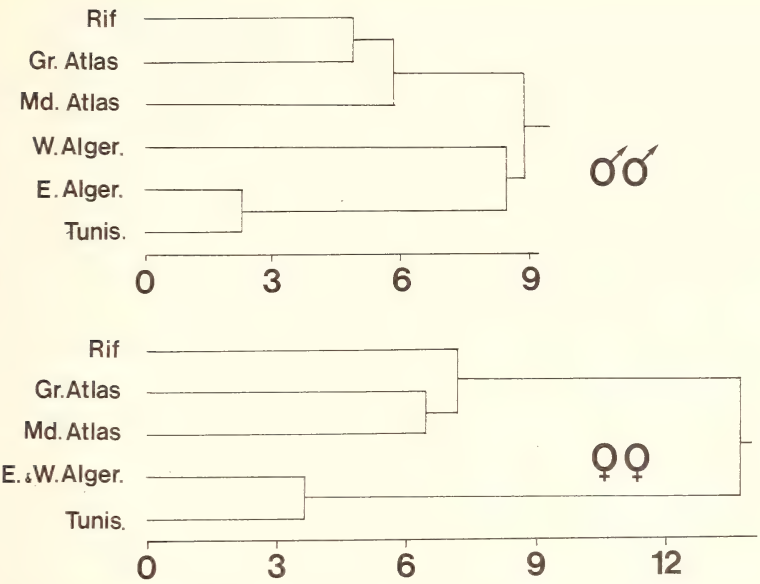


Fig. 1: Cluster of populations based on pattern and coloration of the specimens. In the case of the Algerian females, western and eastern specimens were included in a unique group.

Applying the Chi-squared test to the patterns of males and females of the two extremes of the distribution (Table 4) revealed that for the western animals there were significant differences between sexes in only two of the thirteen characters employed in this paper (Presence of dorsal ocelli, of ocelli on the tail), while for the eastern animals, six of these characters (Presence of dorsal ocelli, of ocelli on the tail, of open ocelli, of well-defined dorsal ocelli, of the background reticular pattern, and of pattern on the forelegs) had significant values ($p \leqq 0.05$) (Figure 2).

Discussion

It is noteworthy that the biometric characters and the coloration characters presented the least variation. In contrast, the pholidotic characters and the patterns allowed individual specimens from one or other extreme of the species distribution to be identified.

These results are both contrasted and complemented by those obtained in a study using an electrophoretic method (Mateo et al., in prep.) in which the same geographically extreme populations display genetic distances between themselves as large as those existing between them and *Lacerta lepida*, a species in which the morphological variations are almost always associated with appreciable bioclimatic variations (Mateo 1988). Consequently, it can be said that it is precisely those characters supposedly subjected to the strongest selection pressures that present the least variations.

The absence of geographical variations in those characters subjected to the strongest selection pressures (for example, animal size, the length of its limbs, the size

Table 4: Chi-squared values between sexes for each pattern and colour character in the populations of the eastern (Tunisia, W. Algeria and E. Algeria) and western (Rif, Middle Atlas and Great Atlas) distribution areas.

	Chi-squared values	
	East	West
Presence of Ocelli	4.12*	4.55*
Ocelli on Tail	10.04*	6.33*
Open Ocelli	11.74*	0.00
Sharp Bands	8.56*	3.58
Blue Spots	0.02	0.06
Blue Spots on Front	0.50	3.20
Encircled Blue Spots	0.07	0.00
Background Screen	24.92*	0.08
Green Colour on Tail	0.00	0.00
Pattern on Neck	0.00	2.67
Pattern on Pileum	0.16	0.00
Pattern on Hindlegs	1.20	1.32
Pattern in Forelegs	5.71*	3.52

* sign. $p \leqq 0.05$

of its snout, or its coloration) is understandable when one considers that the species distribution extends along a narrow east-west coastal fringe that lies between the Sahara Desert and the Mediterranean Sea and that the most important present-day phytoclimatic variations occur in a steep north-south gradient, the steepness of which must have oscillated enormously during the whole of the Quaternary period. On the other hand, those characters that are modified with time in a more random way by being exposed to less intense selection pressures, display important systematic differences.

In the narrow coastal distribution area described above, there are two population nuclei that may be said to be extremes, both located in areas where the range of bioclimatic conditions is optimum for the species: one in the Moroccan Atlas Mountains, and another in Kroumiria and Kabilia regions, in the east. The extensive area which lies between the two has a much more irregular climate; in the case of the valley of the river Moulouya, the desert reaches the sea, and the sparse populations there are almost always limited to vegetation bordering the few rivers of the region. Consequently, and in accordance with morphological data, there is no cline between western and eastern lizards, but a disjunction with tendency to a secondary contact zone.

Throughout the Pleistocene period, pluvial and interpluvial intervals would have separated and rejoined the two extreme areas (Faure 1986, Livingstone 1975) to provoke an intermittent speciation process that is still incomplete today.

This is an appropriate point to mention the subspecific taxonomical differences within the *Lacerta pater* species. As explained above, these differences are extreme between the most geographically separated populations within species distribution and consequently, they may be considered as two different subspecies. Their individual characteristics are as follows:

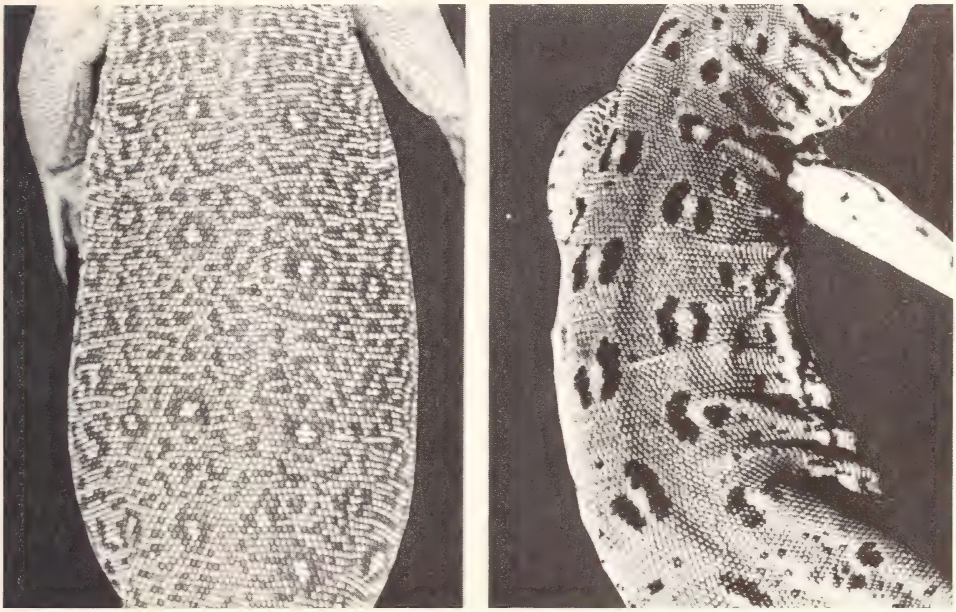


Fig. 2: Photographs illustrating the main differences in the observed dorsal pattern in females. Right: Middle Atlas female with background reticular pattern and indistinct closed ocelli. Left: Tunisian female, without reticular pattern and with clearly defined, open ocelli.

Lacerta pater pater (Lataste, 1880)

Syntypes studied: BM 1946.9.2.21 (♂, Setif, Algeria), BM 1946.9.2.22 (♀, Setif, Algeria), BM 1946.9.2.23 (♂, Setif, Algeria), BM 1946.9.2.24 (♀, Batna, Algeria), and BM 1946.9.2.25 (♂, Batna, Algeria). Collected by F. Lataste and deposited in the British Museum (Natural History) collections, London.

Diagnosis: Lizards with less femoral pores (X♂ = 15.99; X♀ = 14.78) than the ones of the other subspecies (Appendix 1). Males show patterns similar to those in males and females of the *tangitana* subspecies, but the females included in this subspecies are well differenciated since most of them present patterns on a plain colour base and have very nitid ocelli, generally open at their end and longitudinally aligned (Figure 2). Both sexes almost always have hind legs and tail base the same colour as the back; while in adult males the gular region is a bright yellow, sometimes with blue reflections. The animal size and the proportions of legs, snout and head, are very similar to the other subspecies (Appendix 2).

Distribution: Tellian Atlas, Aures area, Tunisian Mountains and isolated populations of the Saharian Atlas.

Etymology: The nominal "pater" refers, according to Lataste (in Bedriaga 1886), to the intermediate morphology between *Lacerta ocellata* and *Lacerta viridis* and to their supposed common ancestry.

Lacerta pater tangitana (Boulenger, 1887)

Syntypes studied: BM 1884.6.30.3 (♂), BM 1884.6.30.4 (♂), BM 1884.6.30.5 (♀), BM 1946.9.2.11 (♀), BM 1946.9.2.12 (♀), all from the neighbourhood of Tangiers, and collected by H. Vaucher and deposited in the British Museum (Natural History), London.

Diagnosis: The individuals from species distribution western end generally present more femoral pores than the nominal ones (X♂ = 18.53; X♀ = 17.53) and mild gradual variations in characters such as dorsal (Appendix 1). Unlike Algerian and Tunisian lizards, they do not present a sexual dimorphism in pattern as noticeable as in *Lacerta pater pater*, ocelli being as a rule not very marked and the base of not a plain pattern. Ocelli are always closed at their ends though they are aligned longitudinally to the body axis (Figure 2).

Both males and females usually have hind legs and tail base dark brown, even when the back may be bright green. Males nevertheless will almost never present bright colours in the gular region as in the nominal subspecies.

Distribution: Rif, Middle Atlas, Great Atlas, Moroccan Central Plateau and isolated populations on the Atlantic coast, valleys of the Ziz and Draa rivers. The river Moulouya is considered to be the limit between the subspecies.

Etymology: Although "tangitana" refers to Tangiers, it is neither a latinization of the name of the people of Tangiers (tangerina or tangeriana), nor is it Latin (tingitana), however, it will continue to be employed as the nominal for the subspecies.

Acknowledgements

This paper is dedicated to Hipólito Guerrero, Manuel López and Paz Sánchez who helped to carry aut this work and to all the curators of the national museums and institutions who kindly lent specimens from their collections. The author thanks David W. Schofield for translating the manuscript.

Zusammenfassung

Die Arbeit befaßt sich mit der Variation der morphologischen Merkmalscharakteristik — Biometrie, Pholidose, Zeichnungsmuster und Färbung — der nordafrikanischen Art *Lacerta lepida*. Es ergaben sich keine geographischen Variationen im gesamten Verbreitungsgebiet für die biometrischen Meßwerte. Bei einigen Pholidose- und Färbungsmerkmalen jedoch und hauptsächlich, was das Zeichnungsmuster angeht, konnten bedeutende Unterschiede zwischen östlichen (tunesischen und algerischen) und westlichen (marokkanischen) Populationen festgestellt werden. Die Ergebnisse dieser Untersuchung bestätigen die Existenz der Unterart *Lacerta lepida tangitana* (Boulenger, 1887).

References

Angel, F. (1946): Faune de la France: Reptiles et Amphibians. — Le Chevalier, Paris. 204 pp.

Bedriaga, J. (1886): Beiträge zur Kenntnis der Lacerten-Familie. — Abh. senckenb. naturforsch. Ges. 14: 1—427.

Bischoff, W. (1982): Zur Frage der taxonomischen Stellung europäischer und nordwestafrikanischer Perleidechsen (Sauria, Lacertidae, *Lacerta lepida*-Gruppe). — Amphibia-Reptilia 2: 357—368.

Boulenger, G. A. (1887): Catalogue of Lizards, III. — Ann. Mag. nat. Hist. 6: 575 pp.

— (1920): Monograph of the Lacertidae 1. — London, Trust. Brit. Mus. 352 pp.

Dixon, W. J. (1983): BMDP Statistical Software. — Univ. California Press, Berkeley, Los Angeles, London. 733 pp.

Faure, H. (1986): Changements climatiques au sud des régions Méditerranéennes: le Sahara et le Sahel au Quaternaire. — In "Quaternary climate in Western Mediterranean". Ed. Universidad Autónoma. Madrid: 533—534.

Lataste, F. (1880): Diagnose des reptiles nouveaux d'Algérie. 3. *Lacerta ocellata pater* (n. ssp.). — Le Naturaliste: 306—307.

Livingstone, D. A. (1975): Late Quaternary climatic change in Africa. — Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 249—277.

Mateo, J. A. (1988): Estudio Sistemático y Zoogeográfico de los lagartos ocelados, *Lacerta lepida* Daudin, 1802, y *Lacerta pater* (Lataste, 1880), (Sauria, Lacedrtidae). — In "Tesis Doctorales (Resumenes)". Servicio de Publicaciones de la Universidad de Sevilla. Sevilla: 103—108.

José A. Mateo, Estación Biológica de Doñana, Apartado 1056, E-41080 Sevilla, Spain.

Appendix 1: Mean values, standard deviations and range of the pholidotic characters in each subspecies.

	Males		Females		Males		Females	
	pater	*tangit.*	*pater*	*tangit.*	*pater*	*tangit.*	*pater*	*tangit.*
	Sap				Dor			
mean	6.48	6.21	6.43	6.32	72.35	79.84	75.05	80.40
st. dev.	0.74	0.70	0.83	0.93	4.29	6.07	3.82	6.58
maximum	8	7	8	8	90	99	85	98
minimum	4	5	4	4	67	68	65	70
	Venl				Vent			
mean	7.83	7.70	7.94	7.53	30.26	29.57	31.31	30.79
st. dev.	0.30	0.78	0.30	0.97	1.21	1.34	1.12	1.45
maximum	8	8	8	9	34	34	34	33
minimum	6	6	6	6	28	27	29	28
	Fem				Col			
mean	15.99	18.53	14.78	17.53	12.70	12.25	12.25	12.19
st. dev.	1.54	1.55	1.42	1.45	1.09	1.13	1.47	1.15
maximum	19	23	18	21	16	15	16	15
minimum	12	16	12	15	11	10	9	10
	Gul				Scg			
mean	26.02	27.23	25.53	26.23	5.61	6.75	5.79	6.62
st. dev.	2.34	2.18	2.34	2.71	1.50	1.84	1.32	2.03
maximum	31	31	33	34	9	10	9	11
minimum	20	23	23	22	2	2	3	1
No.					60	47	55	45

Appendix 2: Mean values, standard deviations and range of the biometric characters in each subspecies.

	Males		Females		Males		Females	
	pater	*tangit.*	*pater*	*tangit.*	*pater*	*tangit.*	*pater*	*tangit.*
	Svl				Hl/Svl			
mean	142.30	139.62	140.38	136.33	0.269	0.262	0.232	0.236
st. dev.	16.34	17.08	15.36	12.66	0.024	0.018	0.016	0.022
maximum	179.00	166.00	170.00	163.30	0.330	0.285	0.253	0.300
minimum	109.10	96.30	112.10	114.00	0.205	0.193	0.175	0.195
	Hw/Hl				Nosd/Hl			
mean	0.504	0.486	0.484	0.473	0.146	0.145	0.148	0.146
st. dev.	0.048	0.029	0.031	0.047	0.019	0.013	0.016	0.017
maximum	0.749	0.549	0.618	0.578	0.189	0.173	0.195	0.180
minimum	0.387	0.411	0.441	0.340	0.104	0.119	0.128	0.101
	Sntl/Hl				Menl/Hl			
mean	0.359	0.358	0.375	0.369	0.382	0.375	0.390	0.386
st. dev.	0.045	0.019	0.030	0.034	0.024	0.024	0.023	0.034
maximum	0.495	0.435	0.463	0.443	0.430	0.428	0.433	0.484
minimum	0.280	0.328	0.347	0.292	0.331	0.330	0.330	0.316
	Legl/Svl				Occ/Fron			
mean	0.490	0.499	0.460	0.464	0.887	0.965	0.779	0.826
st. dev.	0.034	0.032	0.031	0.030	0.112	0.156	0.121	0.173
maximum	0.554	0.572	0.503	0.531	1.125	1.413	1.075	1.186
minimum	0.423	0.434	0.386	0.425	0.649	0.701	0.527	0.569
No.					60	47	55	45

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 3-4	S. 213—222	Bonn, Dezember 1990

Leptopsylla algira vogeli n. ssp. (Siphonaptera, Ceratophyllidae, Leptopsyllinae), parasite de Crocidure (Mammalia, Insectivora, Crocidurinae) sur l'île de Gozo (Archipel de Malte)

Considérations sur les puces de Crocidures des peuplements insulaires du Bassin méditerranéen

J.-C. Beaucournu

Abstract. A new subspecies of *Leptopsylla algira* is described and characterized by the shape of the telomere in the male and the sternite VII in the female. In this article the author makes a review of the Mediterranean white-toothed shrew-fleas. *Doratopsylla dasycnema* is euryxenous; *Typhloceras favosus* (at least in its European and insular populations) and *Ctenophthalmus russulae* are stenoxenous of *Crocidura russula. Leptopsylla algira* (with same reservations as for *T. favosus*) is essentially a parasite of the other white-toothed shrews.

Key words. *Leptopsylla algira vogeli* n. ssp., Siphonaptera, White-toothed shrew-fleas, Mediterranean basin.

Résumé: Description d'une sous-espèce nouvelle de *L. algira*, caractérisée par le télomère chez le mâle, le sternite VII, chez la femelle. L'auteur réétudie, à ce propos, les puces inféodées aux Crocidures dans le Bassin méditerranéen. *Doratopsylla dasycnema* est euryxène; *Typhloceras favosus* (au moins pour ses populations européennes et insulaires) et *Ctenophthalmus russulae* sont sténoxènes de *Crocidura russula. Leptopsylla algira* (avec les mêmes restrictions que pour *T. favosus*) parasite essentiellement les autres Crocidures.

Mots-clés: *Leptopsylla algira vogeli* n. ssp., Siphonaptera, Puces de Crocidures, Bassin méditerranéen.

Jusqu'aux années 1970 (Corbet, 1966), les problèmes posés aux «utilisateurs» quant à la systématique des Crocidures ouest-paléarctiques étaient simples. Trois espèces étaient admises, *C. russula*, *C. suaveolens* (= *C. mimula*) et *C. leucodon*. De très nombreuses sous-espèces étaient décrites surtout pour *C. russula* et *C. suaveolens* mais leur attribution à l'une ou l'autre espèce variait d'un auteur à l'autre, sans que l'on puisse s'y retrouver. Van den Brink (1967), Saint-Girons (1973) et l'Atlas des Mammifères de France (1984) ne font que perpétuer cette situation, particulièrement le plus récent, l'Atlas, dont nombre de localisations, insulaires en particulier ne sont pas situables sur une carte réelle.

A propos de la découverte d'une puce nouvelle, parasitant une musaraigne, nous voudrions esquisser une mise au point de ce que l'on peut savoir sur ces ectoparasites et leurs hôtes, principalement là où ces derniers posent problèmes, c'est-à-dire dans les Iles.

P. Vogel récoltant des Crocidures vivantes sur l'Ile de Gozo (*Crocidura sicula* Miller, 1901: Vogel 1988, Vogel et al. 1989) avait, avec elles et à son insu, ramené à son laboratoire de Lausanne quelques puces. Ce parasitisme fut décelé par R. Hutterer sur une Crocidure envoyée de Lausanne à Bonn: les 4 puces qui nous furent adressées correspondaient à un taxon nouveau. La chance se poursuivant, P. Vogel a bien voulu prendre le temps de réexaminer sa souche de musaraignes maltaises: les puces s'étaient multipliées et c'est sur un abondant matériel que nous pouvons baser cette étude. Il s'agit toutefois pratiquement d'un «clone» et la variabilité de notre matériel est infime.

Leptopsylla algira vogeli n. ssp.

Matériel de description: 86 mâles, 74 femelles d'élevage, ex *Crocidura sicula* Miller, 1901, capturés les 30 et 31. III. 89 sur l'Ile de Gozo, Archipel de Malte (Vogel rec.).

Holotype (mâle) et allotype sont déposés au Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (Allemagne); des paratypes sont dispersés entre nos collections (ultérieurement au Laboratoire d'Entomologie du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris), celles de Bonn et celles du Museum d'Histoire Naturelle de Genève.

Nous dédions avec plaisir cette sous-espèce à son récolteur, le Pr. P. Vogel (Institut de Zoologie), Lausanne (Suisse), en hommage à ses travaux sur les Crocidures.

Description: *Leptopsylla* s. sto. à cténidie génale de 3 dents; séparée, dans les deux sexes, de *L. taschenbergi* ssp. par la répartition des soies antésensiliales du tergite VII sur 2 piédestals, de *L. aethiopica* ssp. par l'absence de projection de l'angle posterodorsal du tergite VII. Les mâles se caractérisent de plus, en tant que *L. algira*, par la conformation de l'hamulus.

Capsule céphalique, thorax et premiers segments abdominaux sans critères subspécifiques. Par contre, le mâle de *L. algira vogeli* n. ssp. se distingue de toutes les autres sous-espèces examinées, à l'exception de *L. a. scopolii* Brelih & Petrov, 1979 (nous n'avons pu étudier sous cet aspect *L. a. popovi* (Wagner & Argyropoulo, 1934)) par le chevauchement, sur le tergite VII, du piédestal inférieur sur le supérieur (fig. 1): sur un exemplaire non éclairci, il semble donc n'y avoir qu'un socle pour les 3 soies antésensiliales, comme chez *L. taschenbergi*. Les femelles montrent, par contre, le schéma classique. Segment VIII non distinctif.

Segments génitaux mâles (fig. 2): Processus basimeris de développement moyen évoquant quelque peu celui de *L. a. serveti* Beaucournu & Launay, 1978 mais immédiatement séparé de cette dernière, et de toutes les autres sous-espèces, par la soie de sa marge postérieure: soie courte et insérée très près de l'apex. Télomère très caractéristique par son apex large et tronqué et surtout sa très grande largeur, la plus grande dimension étant située vers la partie médiane de cette pièce: rapport l/L: 0,58 (sous cet unique aspect, la sous-espèce la plus proche serait *L. a. maroccana* Grenier, 1957 dont le rapport l/L est de 0,5: toutefois, chez cette dernière, la plus grande largeur est préapicale). Sétation classique par le nombre, mais très originale par l'implantation: grande soie de la marge antérieure placée très bas et surmontée par un petit lobe sétigère regroupant toutes les petites soies marginales classiques. Sternite IX sans caractère particulier. Phallosome, y compris l'hamulus, non caractéristique de la sous-espèce comme il semble de règle chez *L. algira*.

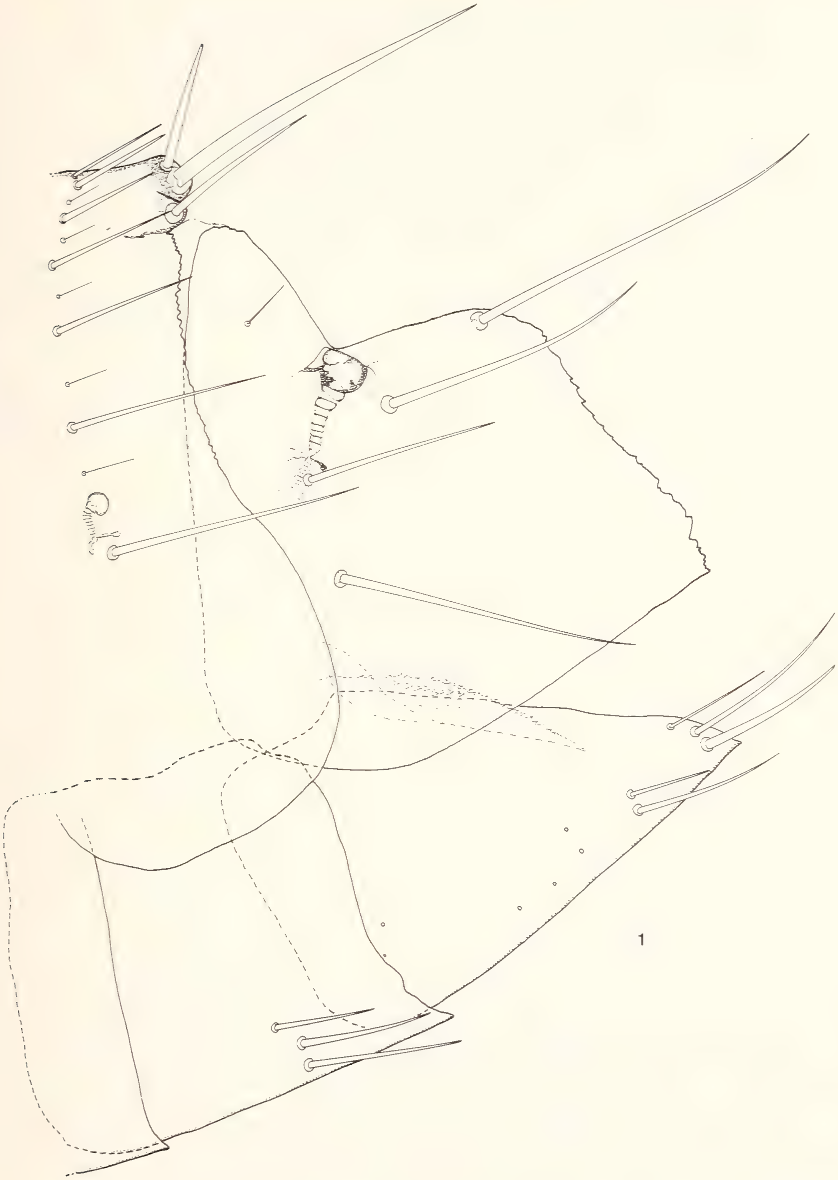


Fig. 1: *Leptopsylla algira vogeli* n. ssp., holotype, segments VII et VIII; noter le regroupement des soies antésensiliales.

Segments génitaux femelles: sternite VII (fig. 3) de profil original. Parmi les sous-espèces sans échancrure constante ou nette à ce niveau (*L. a. tuggurtensis* Smit, 1951, *L. a popovi*, *L. a. maroccana* et *L. a. serveti*), *L. a. vogeli* se sépare immédiatement par l'allongement de la partie postéro-ventrale de la marge postérieure. L'angle de rac-

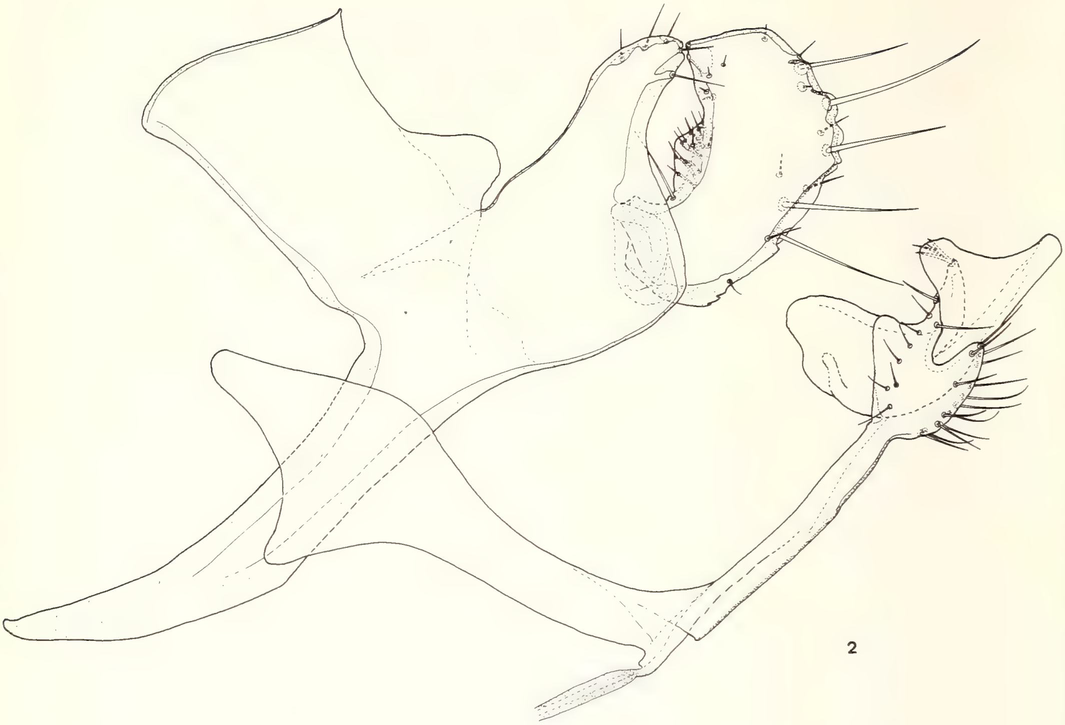


Fig. 2: *Leptopsylla algira vogeli* n. ssp., holotype, segment IX et hamulus; noter la forme du télomère et en particulier le contour et la chétotaxie de son bord antérieur.

cordement avec le bord ventral est donc aigu, alors qu'il tend vers l'angle droit chez les sous-espèces précitées.

Spermathèque et ducti non distinctifs.

Dimensions (insectes montés): mâle: 1,9 mm; femelle: 2,2 mm.

Discussion: L'autonomie de *L. a. vogeli* n. ssp. étant évidente tant par la morphologie du télomère que par celle du sternite VII de la femelle, nous n'en discuterons pas davantage.

L. algira est une espèce circumméditerranéenne actuellement scindée, en comptant *L. a. vogeli*, en 9 taxa. La répartition est apparemment lacunaire, des hiatus, souvent très importants, semblant séparer chaque sous-espèce (à l'exclusion de *maroccana* et *agadirensis*).

Beaucournu & Launay (1978) ont tenté une première carte de distribution de l'espèce. Nous la redonnons ici, en la complétant.

Nous avons attiré l'attention (Beaucournu & Launay 1978, 1990) sur 2 faits:

— d'une part l'inféodation de plusieurs sous-espèces d'*algira* aux Crocidurinae,

— d'autre part, la différence de spécificité existant fréquemment dans une espèce donnée entre les populations du Nord de la Méditerranée et celles du Sud. C'est ainsi que *S. tripectinata* parasite les Muridés au nord, les Gerbillidés au sud, ou que *T.*

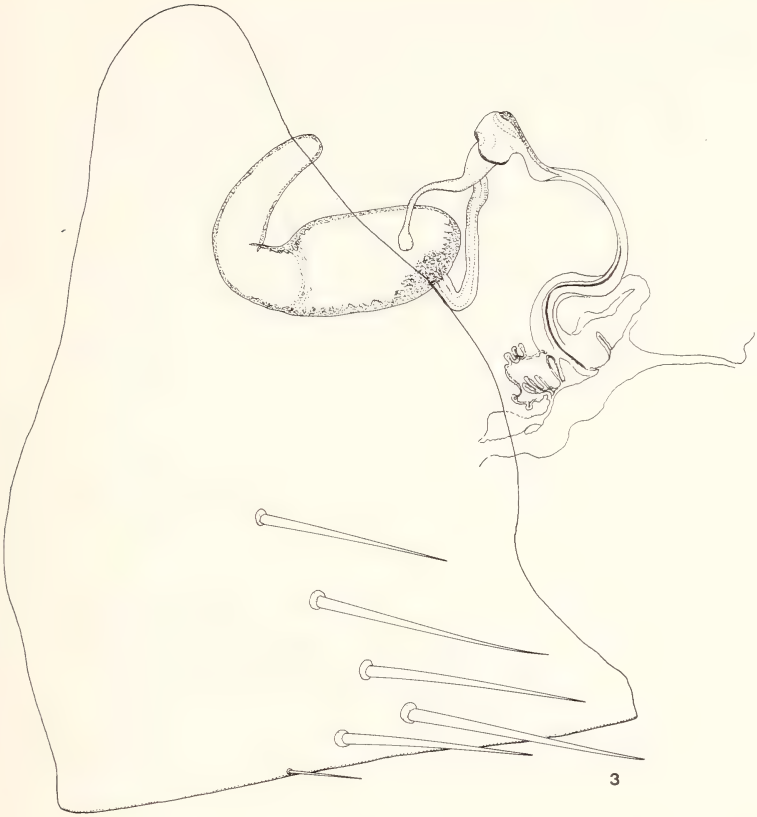


Fig. 3: *Leptopsylla algira vogeli* n. ssp., allotype, sternite VII, spermathèque et ducti.

favosus parasite les mulots (*Apodemus*) en Afrique du Nord, les Crocidures en Europe occidentale et dans les îles méditerranéennes.

Par ailleurs, dans diverses notes (et, en particulier, Beaucournu & Alcover 1984) nous avons relevé que seules les îles méditerranéennes ou atlantiques ayant comme musaraigne *Crocidura russula* montraient des parasites spécifiques de Crocidurinae: diverses sous-espèces de *Typhloceras favosus* et *Ctenophthalmus russulae*.

Le problème de *Leptopsylla algira* va toucher à ces 3 faits.

Spécificité et distribution géographique de *L. algira* (fig. 4)

Des 4 sous-espèces nord-africaines connues, seule la forme nominative parasite, pro parte, une Crocidure, *C. russula* ssp., les autres hôtes étant des Muridés (*Mus*, *Lemniscomys*, *Mastomys* . . .). Des 4 sous-espèces européennes et proche-orientales déjà décrites, 2 parasitent uniquement (*L. a. scopolii*, de Bosnie-Herzégovine, Yougoslavie) ou essentiellement (*L. a. popovi*, de Crimée et des zones pré-caucasiennes d'U. R. S. S.) des Crocidurinae (*C. suaveolens* et, secondairement, *C. leucodon*). Les 2

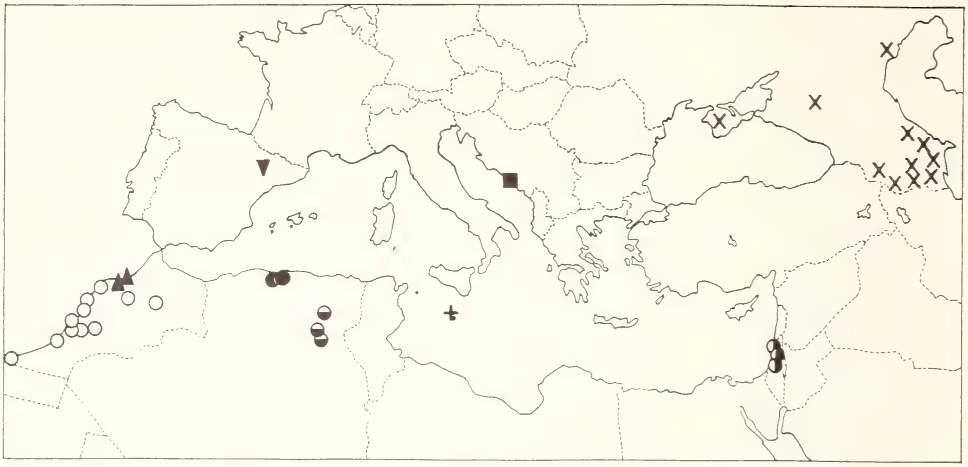


Fig. 4: Répartition connue de *Leptopsylla algira* Jordan et Rothschild, 1912: *algira* ●, *tuggurtensis* ◒, *agadirensis* ○, *maroccana* ▲, *serveti* ▼, *scopolii* ■, *popovi* x, *costai* ◑, *vogeli* +.

autres ont été récoltées sur *Crocidura* et *Mus.* Theodor & Costa (1967) notent, pour *L. a. costai* d'Israël, qu'en dehors de quelques exemplaires égarés, ⅔ des spécimens proviennent de *Mus*, ⅓ de *Crocidura*; celles-ci identifiées comme *C. russula* (*C. russula monacha*) sont en fait *C. suaveolens* (Catzeflis et al. 1985). *L. a. serveti* de Huesca (Espagne) n'est connue que par le matériel type, 1 mâle et 1 femelle, l'un récolté sur *Crocidura russula*, l'autre sur *Mus spretus*; on doit noter toutefois que pour obtenir ces 2 exemplaires, nous avons dû examiner près de 100 souris, contre seulement 14 Crocidures.

Il y a donc inféodation de *L. algira*, pour une part importante, aux Crocidures en l'occurence essentiellement *C. suaveolens*, cette inféodation étant fonction de l'aire géographique de la sous-espèce du siphonaptère. Il faut toutefois rappeler le fait, important, que, à propos des 2 sous-espèces du Maroc (cf. Grenier 1955; Hastriter & Tipton 1975), les musaraignes manquent (totalement dans le premier cas, presque totalement dans le second) parmi les hôtes étudiés par ces auteurs alors que ces insectivores existent, nous l'avons contrôlé, dans le gîte suivi par Grenier et dans plusieurs des stations de Hastriter et Tipton.

Faunes insulaires: relations hôtes-parasites

Notons d'emblée que la présence de *L. algira* sur une île étant ici signalée pour la première fois, ce cas de figure n'avait pu encore être envisagé et pour éviter des redites, elle ne sera pas réexaminée.

I. Puces de Musaraignes (Crocidurinae)

La faune des Siphonaptères inféodée aux Crocidures comprend, sans inclure *L. algira* ssp., 10 taxa concernant plus ou moins la région méditerranéenne:

— *Doratopsylla dasycnema* (Rothschild, 1897) avec 3 sous-espèces surtout inféodées aux Soricinae; toutefois les 2 sous-espèces méridionales se rencontrent avec une fréquence notable sur les Crocidures: c'est le cas de *cuspis* Rothschild, 1915 et de *giloti* Beaucournu, 1975. Pour le moment la forme nominative se rencontre (en ne considérant, pour les iles atlantiques, que celles biogéographiquement liées au continent) à Jersey où cohabitent *Sorex* gr. *araneus* et *Crocidura suaveolens*. *D. d. giloti* n'est connu que d'Espagne péninsulaire. *D. d. cuspis* est abondant des Alpes du Sud à la pointe de la Calabre. En dehors de la Corse, aucune île, y compris les îles grecques, n'a actuellement livré *D. dasycnema*.

— *Doratopsylla dampfi dampfi* Argyropoulo, 1935 n'est pour le moment signalée que de la partie orientale de la Turquie et ne nous concerne pas. Sa spécificité est, génériquement, la même que celle de *D. dasycnema*.

— *Ctenophthalmus russulae* Jordan & Rothschild, 1912 est le seul *Ctenophthalmus* paléarctique méditerranéen lié aux Crocidures. Il est connu d'Algérie, de Tunisie, d'Eivissa (= Ibiza, Pityuses) et de Sardaigne pour la forme nominative. *C. r. galloibericus* Beaucournu & Lumaret, 1972, est répandu des Pyrénées-Orientales (France) au Maroc. Sauf quelques exemplaires des Pyrénées-Orientales prélevés sur *C. suaveolens*, tous les autres, y compris la majorité de ceux des Pyrénées-Orientales, proviennent de *C. russula* (du moins pour les hôtes qui ont été vérifiés).

— *Typhloceras favosus* comprend actuellement 6 sous-espèces (dont 2 de statut douteux (cf. Beaucournu & Launay, 1990), mais le problème n'est pas là). En Afrique du Nord, *T. f. favosus* Jordan & Rothschild, 1914, *T. f. rolandi* Jordan, 1938, *T. f. benrachidi* Beaucournu & Abdelkhalek, 1977 parasitent le mulot (*Apodemus sylvaticus*), les crocidures sympatriques n'hébergeant pas cette puce. Par contre, *T. f. rolandi* de France (y compris l'île de Ré) et d'Espagne péninsulaire, *T. f. claramuntae* Beaucournu & Gosalbez, 1978 (de Meda Gran et d'Eivissa), *T. f. asunicus* Jordan, 1938 (de Sardaigne), *T. f. sintrensis* Ribeiro & Capela, 1988, des environs de Lisbonne (Portugal), ne sont connus que sur *Crocidura russula*.

II. Peuplement insulaire méditerranéen (fig. 5)

Ctenophthalmus russulae et *Typhloceras favosus* colonisent ensemble toutes les îles où vit *Crocidura russula*: Sardaigne, Meda Gran et Eivissa. La répartition de ces deux puces est d'ailleurs strictement ouest-méditerranéenne, comme celle de leur hôte, qui lui cependant est, de plus, continental (cf. Catzeflis et al., 1985; Poitevin, 1984; Poitevin et al., 1986). Des autres îles hébergeant des Crocidures, c'est-à-dire pratiquement toutes sauf Mallorca et Formentera, très peu ont été examinées sous l'aspect qui nous intéresse; la situation avait été, de plus, compliquée par les changements multiples et récents survenus dans la systématique de ces crocidures insulaires: en ce qui nous concerne les perturbations les plus notables sont le transfert de *Crocidura russula cyrnensis* de Corse à *C. suaveolens* (Catalan et Poitevin, 1981) et celui de *C. caudata* Miller, 1901 (= *C. sicula* Miller, 1901), considérée comme synonyme de *C. russula* (entre autres par Vesmanis, 1976) et que Vogel (1988) rétablit comme *C. sicula*, la même espèce donc qu'il retrouve sur l'île de Gozo. Ceci, d'ailleurs, nous convient parfaitement car Corse et Sicile, relativement bien étudiées par Peus (1959, 1963) et nous-même (1965 et inédit) constituaient des énigmes parasitologiques: leurs populations de «*C. russula*» ne voulant pas livrer les parasites spécifiques attendus.

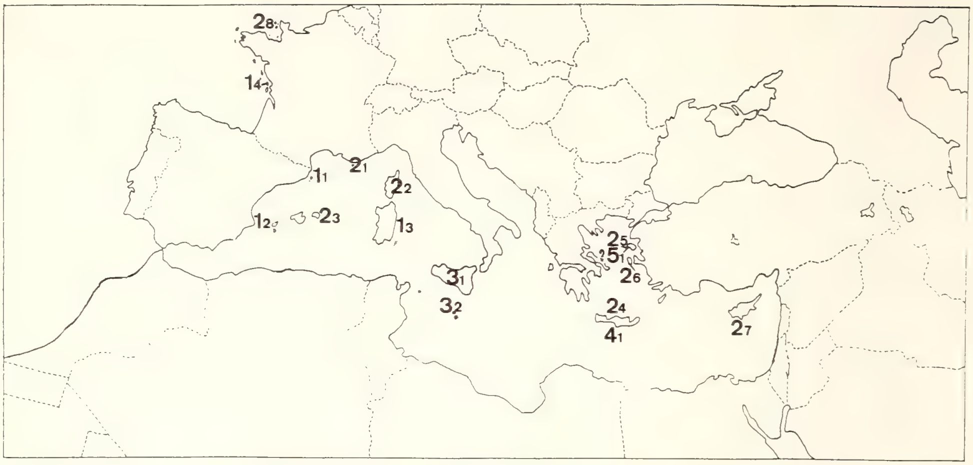


Fig. 5: Répartition insulaire méditerranéenne des crocidures et de leurs puces. Les grands caractéres chiffres représentent les espèces de crocidures: 1 — *russula*; 2 — *suaveolens*; 3 — *sicula*; 4 — *zimmermanni*; 5 — *leucodon*. Les petits chiffres correspondent aux ilôts: 1^1 — Meda Gran; 1^2 — Eivissa; 1^3 — Sardaigne; 1^4 — Ré; 2^1 — Porquerolles; 2^2 — Corse; 2^3 — Menorca; 2^4 et 4^1 — Crète; 2^5 et ? 5^1 — Lesbos; 2^6 — Samos; 2^7 — Chypre; 2^8 — Jersey; 3^1 — Sicile; 3^2 — Gozo. La répartition des puces est la suivante: *Typhloceras favosus claramuntae*: 1^1 et 1^2; *T. f. asunicus*: 1^3; *T. f. rolandi*: 1^4; *Ctenophthalmus russulae russulae*: 1^2 et 1^3; *C. r. galloibericus*: 1^1; *Doratopsylla dasycnema dasycnema*: 2^8; *D. d. cuspis*: 2^2; *Leptopsylla algira vogeli*: 3^2; *Leptopsylla segnis*: 2^7. Les autres ilôts soit n'ont pas été étudiés, soit (Menorca) n'ont livré que des musaraignes non parasitées.

Actuellement, pour l'ensemble de la Méditerranée, deux îles seulement parmi celles qui hébergent d'autres espèces de Crocidures que *C. russula*1) ont des musaraignes porteuses de puces plus ou moins spécifiques. La Corse où *C. suaveolens* livre *Doratopsylla dasycnema cuspis*, puce largement répandue sur toute la Péninsule italienne2), et Gozo où *C. sicula* vient de nous montrer un taxon nouveau avec *Leptopsylla algira vogeli*. Aucune conclusion ne peut être tirée de ces éléments isolés. Notons seulement que *C. suaveolens*, comme *L. algira* dans ses populations européennes, sont notablement plus orientales que le tandem *C. russula* et ses puces.

En conclusion, si le décryptage taxonomique du puzzle des crocidures insulaires est fructueux et passionnant (2 espèces en Crête (Vogel 1986; Vogel et al. 1986), 2 autres aux Canaries (Hutterer et al. 1987; Molina & Hutterer 1989), nous pensons que l'étude de leurs puces peut et doit apporter des éléments supplémentaires sur les modalités de colonisation de l'île par leurs hôtes. Par exemple, la similitude des fau-

---

1) Plus de 40 *C. suaveolens* de Menorca ont été examinées sans livrer la moindre puce (Beaucournu et Alcover, 1984). Quelques exemplaires de la même espèce provenant de Chypre n'ont livré que *Leptopsylla segnis* (Schönherr) parasite cosmopolite de la souris (Catzeflis rec.); de même, des puces récoltées sur *Crocidura osorno* à Gran Canaria (Molina rec.) étaient *Stenoponia t. tripectinata* (Tiraboschi) et *Nosopsyllus barbarus* (Jordan et Rothschild), puces de muridés et particulièrement de souris. Il est évident que ces résultats, portant sur des effectifs limités, ne peuvent en rien faire écarter la présence d'une puce spécifique de crocidures sur ces diverses îles, le parasite pouvant, par exemple, être sténotope ou de phénologie très précise.

2) Ce qui confirme l'opinion de Vigne (1982), Vigne et Alcover (1985) sur le caractère artificiel du peuplement de certaines îles et de la Corse en particulier.

nes ectoparasites de Crocidures entre Eivissa et l'Algérie (Beaucournu & Alcover, 1984), n'est-elle pas corroborée par l'analyse cytotaxonomique de leurs hôtes (Catalan et al. 1988)? Par contre les *C. russula* récoltées au Maroc montrent une ressemblance génétique étonnante avec les populations européennes continentales (Vogel, in litt., 19. 1. 90); de notre côté nous avons déjà signalé (cf. en particulier Beaucournu & Rosin 1977) la grande similitude de leur ectofaune (*Ct. russulae galloibericus* en particulier). Tous ces faits ne méritent-ils pas une étroite collaboration entre mammalogistes et parasitologistes?

Remerciements

Les puces citées dans cette étude ont essentiellement pu être étudiées grâce à la collaboration de J. A. Alcover, S. Brelih, F. Catzeflis, R. Fons, J. Gosalbez, R. Hutterer, O. M. Molina et P. Vogel. Nous exprimons notre gratitude à F. Poitevin, R. Hutterer, J. M. Vigne et particulièrement P. Vogel pour la bibliographie concernant les musaraignes.

Bibliographie

Beaucournu, J. C. & J. A. Alcover (1984): Siphonaptera from small terrestrial mammals in the Pityusic Islands. In: Kuhbier, H., Alcover J. A. et Guerau d'Arellano, éds., Biogeography and Ecology of the Pityusic Islands, p. 377—392.

— & H. Launay (1978): Nouvelles captures de puces (Siphonaptera) en Espagne et description de trois sous-espèces nouvelles. — Annls Soc. ent. Fr., 14: 281—292.

— — (1990): Les Puces (Siphonaptera) de France et du bassin méditerranéen occidental. In: Faune de France — 76, Fédération française Soc. Sc. Nat., éd., 548 pp.

—, B. Rault & F. Beaucournu-Saguez (1965): Contribution à l'étude des siphonaptères de la Corse. — Bull. Soc. Zool., 89: 737—754.

— & G. Rosin (1977): *Hystrichopsylla talpae* (Curtis, 1826) (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae), relique pliocène au Maroc. — Ann. Par. hum. comp., 52: 101—103.

Brink, F. H. van den (1967): Guide des Mammifères d'Europe. Delachaux et Niestlé éd., Neuchatel, 263 pp.

Catalan, J. & F. Poitevin (1981): Les Crocidures du Midi de la France: leurs caractéristiques génétiques et morphologiques; la place des populations corses. — C. R. Acad. Sc. Paris, 292, sér. III: 1017—1020.

—, —, R. Fons, S. Guerasimov & H. Croset (1988): Biologie évolutive des populations ouest-européennes de crocidures (Mammalia, Insectivora). III. Structure génétique des populations continentales et insulaires de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et de *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). — Mammalia, 52: 387—400.

Catzeflis, F., T. Maddalena, S. Hellwing & P. Vogel (1985): Unexpected findings on the taxonomic status of East Mediterranean *Crocidura russula* auct. (Mammalia, Insectivora). — Z. Säugetierk., 50: 185—201.

Corbet, G. B. (1966): The terrestrial mammals of Western Europe — Foulis & Cie. éd., XI + 264 pp.

Fayard, A. (coordonnateur) (1984): Atlas des Mammifères sauvages de France. — Soc. Fr. Etude Protection Mammifères, éd., Paris, 294 pp.

Grenier, P. (1955): Contribution à l'étude des puces de mammifères sauvages de la forêt du Nefifik. — Arch. Inst. Pasteur Maroc, 5: 206—217.

Hastriter, M. W. & V. J. Tipton (1975): Fleas (Siphonapterea) associated with small mammals of Morocco. — Jl. Egypt. Publ. Health Assoc., 50: 79—169.

Hutterer, R., L. F. Lopez-Jurado & P. Vogel (1987): The shrews of the eastern Canary Islands: a new species (Mammalia: Soricidae). — J. nat. Hist., 21: 1347—1357.

Molina, O. M. & R. Hutterer (1989): A cryptic new species of *Crocidura* from Gran Canaria and Tenerife, Canary Islands (Mammalia: Soricidae). — Bonn. zool. Beitr., 40: 85—97.

Peus, F. (1959): Flöhe aus dem Mittelmeergebiet (Ins., Siphonaptera). III. Sizilien — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 35: 79—106.

— (1963): Flöhe aus dem Mittelmeergebiet (Siphonaptera). Sardinien, Korsika und benachbarte kleine Inseln. — Beitr. Entom., 13: 429—438.

Poitevin, F. (1984): Biogéographie et écologie des crocidures méditerranéennes (Insectivores, Soricidés) *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). Importance de la compétition interspécifique dans la compréhension de leurs distributions. — Thèse Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 98 pp.

—, J. Catalan, R. Fons & H. Croset (1986): Biologie évolutive des populations ouest-européennes de crocidures. I. — Critères d'identification et répartition biogéographique de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). — Rev. Ecol. (Terre Vie), 41: 299—314.

Saint-Girons, M.-C. (1973): Les Mammifères de France et du Bénélux (faune marine exceptée). — Doin éd., 481 pp.

Theodor, O. & M. Costa (1967): A survey of the parasites of wild mammals and birds in Israel I: Ectoparasites. — Israel Acad. Sci. Human., Jerusalem, 117 pp + 3 cartes.

Vesmanis, I. (1976): Beitrag zur Kenntnis der Crociduren-Fauna Siziliens (Mammalia: Insectivora). — Z. Säugetierk., 41: 257—273.

Vigne, J. D. (1982): Nouvelles données sur le peuplement de la Corse par les Rongeurs subactuels et actuels. — Mammalia, 46: 261—264.

— & J. A. Alcover (1985): Incidence des relations historiques entre l'homme et l'animal dans la composition actuelle du peuplement amphibien, reptilien et mammalien des îles de méditerranée occidentale. — 110° Congrès national des Soc. savantes, Montpellier, sciences, fasc. II: 79—91.

Vogel, P. (1986): Der Karyotyp der Kretaspitzmaus, *Crocidura zimmermanni* Wettstein, 1953 (Mammalia, Insectivora). — Bonn. zool. Beitr., 37: 35—38.

— (1988): Taxonomical and biogeographical problems in Mediterranean shrews of the genus *Crocidura* (Mammalia, Insectivora) with reference to a new karyotype from Sicily (Italy). — Bull. Soc. vaud. Sc. Nat., 79: 39—48.

—, R. Hutterer & M. Sara (1989): The correct name, species diagnosis, and distribution of the Sicilian shrew. — Bonn. zool. Beitr., 40: 243—248.

—, T. Maddalena & F. Catzeflis (1986): A contribution to the taxonomy and ecology of shrews from Crete and Turkey (*Crocidura zimmermanni* and *C. suaveolens*). — Acta theriol., 31: 537—545.

Prof. Dr. J.-C. Beaucournu, Laboratoire de Parasitologie, Faculté de Médecine, Avenue du Prof. Léon Bernard — F 35043 Rennes Cedex.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 3-4	S. 223—229	Bonn, Dezember 1990

Studies on the Oriental Cydnidae (Heteroptera) II. Three new genera and species

Jerzy A. Lis

Abstract. *Pseudoscoparipes nilgiricus* gen. et spec. nov. from South India, *Scoparipoides yangi* gen. et spec. nov. from Vietnam and *Geopeltus tuberculatus* gen. et spec. nov. from Sri Lanka are described and figured. The new genera belong to the subfamily Cydninae.

Key words. Oriental Region, Heteroptera, Cydnidae, new genera, new species.

Pseudoscoparipes gen. nov.

Diagnosis: The new genus is closely allied to *Scoparipes* Signoret by the compressed hind tibiae, a shape of scent gland peritreme and the general habitus. It could easily be separated from *Scoparipes* by a combination of three features: the inner surface of male and female hind tibiae with a line of few hairs only (fig. 7), the terminal lobe of peritreme with narrow polished area (fig. 6) and penis with slender ductus seminis extending slightly beyond theca (fig. 5). The features in *Scoparipes* Sign. are, respectively: the inner surface of male posterior tibia with a line of many short, very close stiff hairs (fig. 8), the terminal lobe of peritreme with polished area occupying almost a half of the lobe, and penis with very long and stout ductus seminis (Signoret 1879, 1881; Distant 1902; Lis 1990).

Description: Body length about 10,0—12,0 mm. Head as in fig. 2; paraclypei rounded, equal to or slightly longer than clypeus and bearing a row of submarginal setigerous punctures; clypeus with a pair of apical setigerous punctures; eyes projecting beyond lateral margins of head; antennae 5-segmented, 2nd segment longer than 3rd.

Pronotum wider than long, laterally with many setigerous punctures. Corium densely punctured, costa with 8—9 setigerous punctures. Scutellum longer than wide (fig. 1). Scent gland peritreme terminating in the broad lobe with the opening surrounded by a hood-like auricle; the latter with very narrow polished area (fig. 6). Legs with hind tibiae compressed, length/width ratio about 7,8—9,5; the inner surface of male and female hind tibiae with a line of few hairs only (fig. 7). Penis almost straight, with slender ductus seminis (fig. 5).

Type-species: *Pseudoscoparipes nilgiricus* spec. nov.

Distribution: South India.

Pseudoscoparipes nilgiricus spec. nov. (figs 1—7)

Diagnosis: This is the only species known to belong to the new genus.

Description: Head black, sometimes with lateral margins brown, about 1,38—1,48x wider than long; paraclypei equal to or only slightly longer than clypeus (fig. 2), lateral margins of paraclypei slightly reflected upwards, submargins with 11—13 setigerous punctures; clypeus with a pair of apical setigerous punctures; paraclypei distinctly striated and weakly punctured, vertex smooth; eyes reddish brown or yellowish brown, projecting beyond lateral margins of head; ocelli have same colour as eyes, ocular index 3,72—4,25, interocellar distance 2,40—2,83x distance of ocellus from eye; antennae 5-segmented, 1st and 2nd segment cylindrical and smooth, 3rd, 4th and 5th segments strongly pilosed; rostrum brownish black, always extending beyond mid-coxae, in some cases reaching even posterior ones.

Pronotum (fig. 1) black or blackish brown, about 1,59—1,74 times wider than long, puncturation as in fig. 1; lateral margin with submarginal row of 19—23 (female) or 25—28 (male) setigerous punctures. Scutellum black or blackish brown, puncturation as in fig. 1; apex rounded. Corium black or blackish brown, equally punctured, longer than scutellum; costa with 8—9 setigerous punctures. Membrane brown, almost equal in length to abdomen.

Scent gland peritreme with a hood-like terminal lobe; the latter with very narrow polished area (fig. 6). Venter glossy in the middle, punctured and striated on sides. Legs brownish black, tarsi brown; fore tibiae broad, with stout blunt spines on dorsal margin, male and female hind tibiae compressed with a line of few hairs on the inner surface, length/width ratio about 7,86-9,35 (fig. 7).

Penis almost straight, with slender ductus seminis (fig. 5); paramere as illustrated (figs 3—4).

Measurements (mm) (male followed by female): body length 10,92; 10,11—11,73; body width 6,23; 6,37—7,08; head length 1,80; 1,68—1,80; head width 2,56; 2,44—2,63; pronotum length 3,64; 3,54—3,93; pronotum width 5,80; 5,70—6,25; scutellum length 3,88; 3,88—4,52; scutellum width 4,03; 4,03—4,33; antennal segments 0,63: 0,93: 0,85: 4th and 5th missing; 0,58—0,63: 0,71—0,80: 0,46—0,73: 0,73—0,98: 0,76—0,83.

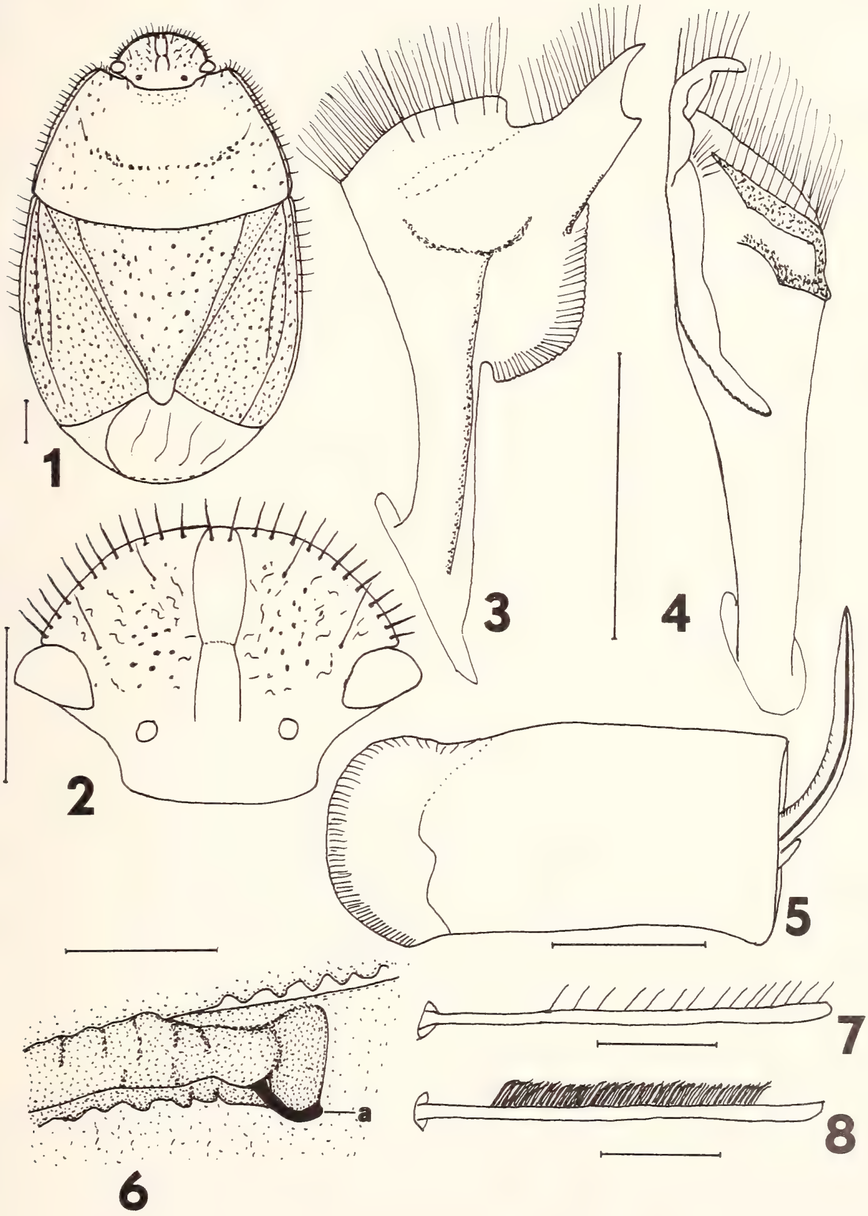
Type material: Holotype male, South India, Devala, 3200 ft, Nilgiri Hills, V 1961, P. Susai Nathan, Museum Leiden; in the collection of Rijksmuseum van Natuurlijke Historie in Leiden, the Netherlands; Paratypes: 3 females with the same data as the holotype; 1 female labelled South India, Madras State, Anamalai Hills, Kadamparai, 3500 ft, V 1963, P. Susai Nathan, Museum Leiden; together with the holotype.

Scoparipoides gen. nov.

Diagnosis: The new genus is allied to *Scoparipes* Sign. and *Pseudoscoparipes* gen. nov. especially by compressed hind tibiae and the general habitus; it could easily be separated from both related genera by the shape of the terminal lobe of scent gland peritreme (fig. 11) and by having the head bearing one additional pair of primary setigerous punctures (fig. 10).

Description: Body length about 9,5 mm. Head as in fig. 10; paraclypei equal in length to clypeus and submarginally with a row of setigerous punctures; clypeus with a pair of apical setigerous punctures; the additional pair of primary setigerous punctures present close to ocelli; eyes projecting beyond lateral margins of head; 2nd antennal segment longer than 3rd.

Pronotum (fig. 9) wider than long, anterior margin deeply sinuated, lateral margin with a submarginal row of setigerous punctures. Corium equally punctured; costa



Figs 1—8: 1—7. *Pseudoscoparipes nilgiricus* gen. et spec. nov.: 1 — dorsal view, 2 — head, 3 — left paramere, ventral aspect, 4 — left paramere, lateral aspects, 5 — penis, 6 — peritreme (a — polished area), 7 — hind tibia of male, lateral aspect. 8. *Scoparipes* sp. — hind tibiae of male, lateral aspect. Scale 1 mm (figs 1—2, 7—8); Scale 0,5 mm (figs 3—6).

with 14—15 setigerous punctures. Scutellum shorter than corium. The terminal lobe of scent gland peritreme elongated as in fig. 11. Legs with hind tibiae compressed, length/width ratio about 5,6—5,7; the inner surface of hind tibiae with a few hairs only.

Type-species: *Scoparipoides yangi* spec. nov.

Distribution: At present known only from Vietnam.

Scoparipoides yangi spec. nov. (figs 9—11)

Diagnosis: This is the only species in the new genus.

Description (female only): Head (fig. 10) black, punctured, about 1,58x as wide as long; clypeus equal in length to paraclypei and with a pair of apical setigerous punctures, paraclypei bearing the submarginal row of 13 setigerous punctures and the additional pair of primary setigerous punctures close to ocelli; eyes brown, projecting beyond lateral margins of head, ocular index about 3,8; ocelli yellowish brown, interocellar distance about 2,4x distance of ocellus from eye; antennae dark brown, 2nd segment longer than 3rd; rostrum brown, reaching anterior margin of mid-coxae, 3rd rostral segment longer than 4th.

Pronotum black, about 1,68x as wide as long, anterior margin deeply sinuated, puncturation as in fig. 9; lateral margins with the submarginal row of 27—28 setigerous punctures. Scutellum black, distinctly punctured. Corium has the same colour as scutellum and pronotum; costa with 14—15 setigerous punctures. Membrane brown, slightly extending beyond posterior extremity of abdomen.

Scent gland peritreme with elongated terminal lobe (fig. 11). Venter brownish black, glossy in the middle, sides striated and punctured. Legs brownish black, tarsi pale brown; fore tibiae broad, with 8—9 stout blunt spines on dorsal margin; hind tibiae compressed, length/width ratio about 5,6—5,7 (left and right tibia, respectively).

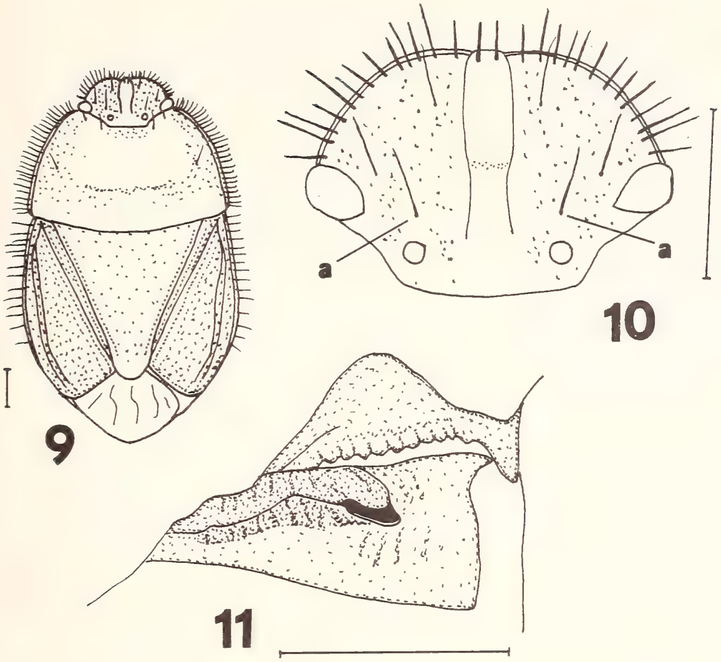
Measurements (in mm): body length 9,40; body width 5,76; head length 1,46; head width 2,32; pronotum length 3,10; pronotum width 5,21; scutellum length 3,69; scutellum width 3,74; antennal segments 0,54: 0,56: 0,49: 4th and 5th missing.

Type material: Holotype female, Muséum Paris, Annam, coll. des Nuages, près Tourane, M^{me} Poilane 1923, *Scoparipes* sp.?, We-I Yang det. 1935; in the collection of Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris, France.

Geopeltus gen. nov.

Diagnosis: The new genus is best diagnosed by the combination of three features: 4-segmented antennae, scutellum and corium reaching 3/4 length of abdomen, and reduced membrane. The new genus is allied to *Cephalocteus* Dufour in external features but could easily be separated from the latter by 4-segmented antennae, large eyes and scutellum almost equal in length to corium. The features in *Cephalocteus* Duf. are, respectively: 5-segmented antennae, eyes small and almost invisible, scutellum distinctly shorter than corium (Dufour 1834; Signoret 1881; Distant 1902).

Description: Head with paraclypei longer than clypeus and not joined in front of the latter; lateral margins with the submarginal row of setigerous punctures; eyes large, projecting out; antennae 4-segmented, 2nd segment longest (fig. 15).



Figs 9—11: *Scoparipoides yangi* gen. et spec. nov.: 9 — dorsal view, 10 — head (a — additional pair of primary setigerous punctures), 11 — evaporatoria. Scale 1 mm.

Pronotum wider than long, laterally with the submarginal row of setigerous punctures. Corium reaching 3/4 length of abdomen; membrane reduced and hardly visible. Scutellum almost equal in length to corium, apex acute.

Abdomen covered with short, brown hair-like bristles; the pattern of trichobothria as in other members of the subfamily Cydninae. Legs with hind tibiae almost cylindrical (fig. 16) and the 2nd tarsal segment shortest; fore tibiae somewhat compressed, with a few spines on dorsal margin.

Type-species: *Geopeltus tuberculatus* spec. nov.

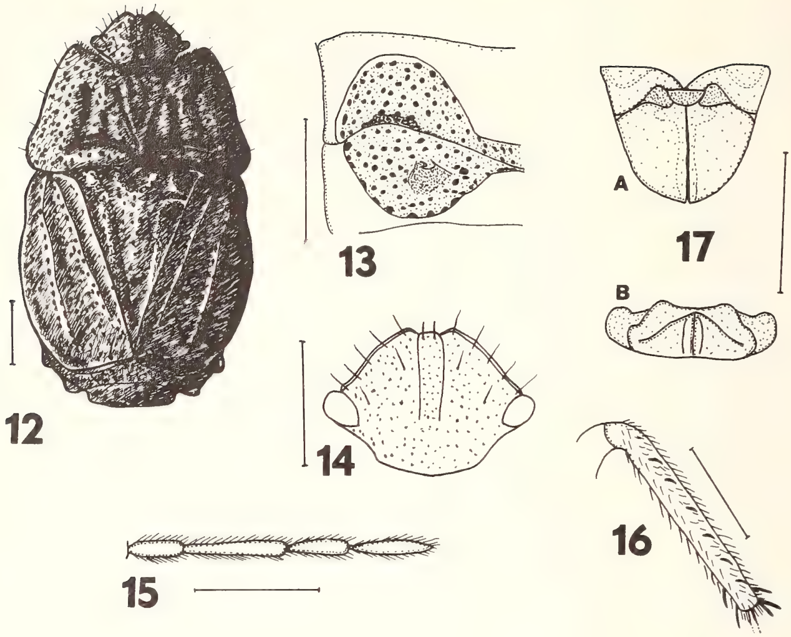
Distribution: Sri Lanka.

Geopeltus tuberculatus spec. nov. (figs 12—17)

Diagnosis: This is the only species known to belong to the new genus.

Description (female only): Head (fig. 14) black, distinctly punctured on the entire surface; clypeus sligthly shorter than paraclypei and with two apical setigerous punctures; lateral margins with the row of 5 setigerous punctures; eyes large, projecting beyond lateral margins of head, brown; ocular index about 3,9; ocelli absent; antennae brown, 4-segmented, 2nd segment longest (fig. 15); rostrum brown, reaching anterior margin of hind coxae, 3rd rostral segment longer than 4th.

Pronotum (fig. 12) black, wider than long, distinctly punctured, with characteristic sculpture — broad and deep furrow close to the posterior margin, and median



Figs 12—17: *Geopeltus tuberculatus* gen. et spec. nov.: 12 — general habitus, 13 — evaporatoria, 14 — head, 15 — antenna, 16 — hind tibia, 17 — female terminalia (A — caudal aspect, B — ventral aspect). Scale 1 mm.

as well as lateral tuberosities; anterior margin deeply sinuated, lateral ones slightly insinuated behind the middle, submarginally with 5 (or more?) setigerous punctures; postero-lateral lobes covered with short, brown hair-like bristles.

Scutellum very long (fig. 12) and distinctly punctured, apex acute; antero-lateral parts with distinct tuberosities. Corium black, slightly longer than scutellum; mesocorium equally punctured, clavus and exocorium with weaker puncturation; membrane reduced and hardly visible, brown.

Dorsum black, punctured and covered with short hair-like bristles; connexivum of three last segments with postero-lateral tubercules. Evaporatoria as in fig. 13, blackish grey in colour. Venter black, sides punctured; segments covered with short, brownish hair-like bristles.

Female terminalia as in fig. 17 (A — caudal aspect, B — ventral aspect).

Legs black; fore tibiae dilated distally, with 6 spines on dorsal margin; hind tibiae almost cylindrical, with spines varying in length (fig. 16); tarsi brown, 3-segmented, 2nd segment shortest.

Measurements (in mm): body length 6,34; body width 3,74; head length 1,22; head width 1,71; pronotum length 1,90; pronotum width 3,58; scutellum length 2,95; scutellum width 2,17; antennal segments 0,46: 0,81: 0,51: 0,66.

Type material: Holotype female, Ceylan, VI 1889, H. Frühstorfer; in my collection at the Department of Natural History, Upper Silesian Museum in Bytom, Poland.

Acknowledgements

It is my pleasure to thank Dr. J. van Tol (Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, the Netherlands) and Dr. D. Pluot-Sigwalt (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France) for the loan of specimens.

Zusammenfassung

Drei neue Gattungen mit neuen Arten: *Pseudoscoparipes nilgiricus* gen. et spec. nov. aus Süd-Indien, *Scoparipoides yangi* gen. et spec. nov. aus Vietnam und *Geopeltus tuberculatus* gen. et spec. nov. aus Sri Lanka werden in dieser Arbeit beschrieben und abgebildet. Die neuen Gattungen gehören zur Unterfamilie Cydninae.

References

Distant, W. L. (1902): Fauna of British India, including Ceylon and Burma. — Rhynchota vol. 1, London, 438pp.
Dufour, L. (1834): Description et figures de trois Hémiptères Européens nouveaux ou mal connus — Annls Soc. ent. Fr. 1 (3): 341—357.
Lis, J. A. (1990): Studies on the Oriental Cydnidae. I. A revision of the genus *Scoparipes* Signoret, 1879 (Heteroptera). — Ann. Upper Siles. Mus., Ent. 1: 159—192.
Signoret, M. V. (1879): [Note]. — Annls Soc. ent. Fr., Bull. ent. 5 (9): CLXXII—CLXXIII.
— (1881): Révision du Groupe des Cydnides de la Famille des Pentatomidae, 2^{e}partie (1) — Annls Soc. ent. Fr. 6 (1): 193—218.

Dr. Jerzy A. Lis, Department of Natural History, Upper Silesian Museum, Pl. Jana III Sobieskiego, 41-902 Bytom, Poland.

Bonn. zool. Beitr. | Bd. 41 | H. 3-4 | S. 231—257 | Bonn, Dezember 1990

Systematic notes on Holarctic Blephariceridae (Diptera)

Peter Zwick

Abstract. Taxonomic and nomenclatorial notes on Holarctic Blephariceridae are presented. Several Asian species previously placed in *Bibiocephala* Osten-Sacken and *Dioptopsis* Enderlein, respectively, are assigned to *Agathon* von Röder. *Bibiocephala* is redefined and restricted. The synonymy of *Amika* Kitakami with *Bibiocephala* is confirmed. *Liponeura jezoensis* Matsumura is a synonym of *Bibiocephala infuscata* Matsumura. *Parablepharocera* Kitakami is suppressed as a synonym of *Blepharicera*. Several species of the genus *Blepharicera* Macquart are redescribed, most from types; *B. pusilla* sp. n. (Malaysia), *B. tanidai* sp. n. (Japan) and *B. macropyga* sp. n. (China: Hainan) are named. *B. tertia* Kaul is synonymised with *B. asiatica* Brodsky. *P. alhnicola* (Kaul) and *B. rahlaea* (Kaul) are doubtful species. *Asiobia* Brodsky is a new synonym of *Neohapalothrix* Kitakami, *N. acanthonympha* (Brodsky) (comb. n.) is a probable synonym of *N. manshukuensis* (Mannheims). *Manaliella* Kaul is synonymised with *Horaia* Tonnoir. *Horaia manaliella* (Kaul) (comb. n.) is a doubtful species. Larvae originally described as those of *H. manaliella* are actually of another tribe, probably of some species of *Philorus*.

Key words. Diptera, Blephariceridae, holarctic fauna, taxonomy, nomenclature, new species, new synonyms.

Introduction

During the preparation of a manuscript for the Catalogue of the Palaearctic Diptera (edited by Soós et al.) the need for several taxonomic and nomenclatorial changes in the family Blephariceridae was noticed. These are here proposed and discussed. The morphological terminology follows Hogue (1981, 1987), Hogue & Georgian (1986), and Hogue & Bedoya (1989).

Material and Methods

The present study is partly based on literature research, but mainly on actual study of specimens (dry or in alcohol) in my collection or borrowed from the following institutions:

BMNH	British Museum, Natural History, Entomology, London, U. K.; Dr. A. M. Hutson, Dr. P. S. Cranston.
FESC	Far Eastern Scientific Centre, Academy of Sciences, Vladivostok; USSR; Dr. I. M. Levanidova.
HUS	Hokkaido University, Sapporo, Japan; Prof. S. Takagi.
IVTZ	Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Zoölogisch Museum, University of Amsterdam; Dr. Theowald van Leeuwen.
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass., USA; Dr. M. Thayer.
NHMW	Naturhistorisches Museum Wien, Austria; Dr. R. Lichtenberg.
USNM	United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington, D. C., USA; Dr. W. Mathis.
ZFMK	Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany; the late Dr. B. Mannheims and Dr. H. Ulrich.

Full label information is only provided for type specimens, while brief summary information is only presented for other material, especially common taxa used only for comparison.

Results

1. Genus *Agathon* von Röder

Agathon von Röder, 1890, Wien. ent. Ztg. 9: 230; monotypic; type species: *A. elegantulus* von Röder, 1890.

Hogue (1987) transferred American species misplaced in *Dioptopsis* to the present genus, which he called difficult to characterize. I only have doubts about the inclusion of *A. comstocki* (Kellogg) and *doanei* (Kellogg) which resemble the other species only in plesiomorphisms.

The remaining species share the following apomorphic similarities: long to very long, essentially parallel and widely and deeply separate male cerci; trapezoidal apodeme of sperm pump widest anteriorly, with mid-dorsal crest. Outer male gonostyle complex, deeply divided into dorsal and ventral lobes.

Other characters variable. Distinction of Asian females and pupae presently difficult or impossible. Larvae: head capsules entire (*A. elegantulus*) or incompletely divided. Antennae with three, two (*A. elegantulus*) or indistinct (*A. markii* (Garrett)) segments. Dorsum simple or with spines. Last body division with paired hard curved process in some Japanese species. Dorsal prolegs of Japanese larvae with anterior subterminal knobs, appearing angled.

The following new combinations in *Agathon* are proposed from literature data or from personal study (asterisks):

A. bilobatoides (Kitakami) (Japan)
**A. decorilarva* (Brodsky) (USSR)
**A. eoasiaticus* (Brodsky) (USSR)
A. iyaensis (Kitakami) (Japan)
**A. japonicus* (Alexander) (Japan)
A. kawamurai (Kitakami) (Korea), incl. ssp. *ezoensis* (Kitakami) (Japan)
**A. montanus* (Kitakami) (Japan), incl. ssp. *bispinus* (Kitakami) (Japan)

Remarks: Males in the genus *Asioreas* Brodsky, 1972 have similar cerci; however, outer gonostyles are undivided, sperm pump without anteriorly widened apodeme. Brodsky (1972, 1976) listed the included species.

2. Genus *Bibiocephala* Osten-Sacken

Bibiocephala Osten-Sacken, 1874, Rep. U. S. Geol. Geogr. Surv. Territ. 7 (1873): 564; monotypic; type-species: *B. grandis* Osten-Sacken, 1874.

Amika Kitakami, 1950, J. Kumamoto Women's Univ., 2: 37; type-species (by original designation): *Liponeura infuscata* Matsumura, 1916.

The long-established generic synonymy (Alexander 1958) is confirmed from fresh material of both type species in my collection. *Amika* (e. g., Furuya 1985) should no longer be used. After transfer of several species to *Agathon* and *Asioreas*, respectively, only the American type species and the Asian *B. infuscata* Kitakami, *B. infuscata minor* Kitakami, *B. komaensis* Kitakami and *B. maxima* Brodsky remain in *Bibiocephala*.

Species of *Bibiocephala* share the following derived characters (from existing descriptions and personal observations of *B. grandis* and *infuscata*; information on the remaining nominal taxa in the Palaearctic Region incomplete; their specific status also requires further study): — dense short setation on strongly sclerotised last male tergite; — strongly pilose head with remarkably short antennae; — strongly curved fore femora; — particular hairy lobes on last female segment.

2.1. ***Bibiocephala infuscata*** (Matsumura, 1916)

Liponeura infuscata Matsumura, 1916, Thousand Insects of Japan, Add. 2: 413.
Liponeura jezoensis Matsumura, 1931, Six thousand illustrated insects of Japan-Empire: 407. New synonymy.

Some characters which are simple and normal in *B. infuscata* are strongly derived in *B. grandis*: ventral bridge partly inverted, phallus rods and lateral aedeagal tines almost semicircularly curved; spermathecae elongate, flask-like, with long coiled ducts (Hogue 1982)

Liponeura jezoensis Matsumura has been overlooked except by Alexander (1958). Whether the reference is indeed the original description is unconfirmed: the species was not indexed as new taxon in that work (Matsumura 1932). However, no earlier description was located. Matsumura (1931) identified *L. jezoensis* mainly by its only slightly dark transparent wings, as opposed to infuscate and not transparent in *infuscata*, although only in females; the original description said *jezoensis* occurred near Sapporo and was rare.

Material: 1 pinned ♀, genitalia now in microvial on specimen pin, here designated lectotype, in coll. Matsumura, Hokkaido University, Sapporo, labelled: Sapporo Matsumura/*Liponeura jezoensis* det. Matsumura/Type Matsumura/Lectotypus *Liponeura jezoensis* Matsumura design. P. Zwick 1989/*Bibiocephala infuscata* (Matsumura) det. P. Zwick 1989.

The type female has pale clear wings but does not differ structurally from *B. infuscata*, of which I have examined numerous pharate specimens from several localities in Honshu. Note the distinctive spinulose finger-shaped processes of the finely pilose oviscapt (Fig. 1); the corresponding structure on the setose oviscapt of *B. grandis* is not nearly as developed.

3. Genus ***Dioptopsis*** Enderlein

Dioptopsis Enderlein, 1937, Mitt. dt. ent. Ges., 7 (1936): 43; monotypic, type species: *Philorus djordjevici* Komárek.

The genus was originally mainly identified by a vestigial vein M_{3+4}, which was inadequate: several American *Agathon* were for some time misplaced in *Dioptopsis*, and the European *Liponeura bilobata* Loew also has similar venation.

True *Dioptopsis* are European endemics. Males of the three species, *D. djordjevici*, *vernus* Giudicelli, and *sardous* Zwick, have very wide, pouch-like tegmina resembling the European genus *Liponeura*, its probable sister group. In both genera, the membrane between the two larval antennal segments is extended so that the long antennae appear to consist of a single, medially soft segment. Interestingly, *Agathon markii* (Garrett) has rather similar larval antennae. In other characters, *Dioptopsis* and *Liponeura* are distinct (Zwick 1968).

The name of the type species was spelt *Đođevići* or *Djordjevići*, respectively, in the original description (Komárek 1932). The first spelling was evidently a lapsus calami, Komárek subsequently (Komárek and Vimmer 1934) used only the second. Even this spelling included a diacritic mark, requiring amendment. The spelling *djordjevici* by Enderlein (1937) satisfies the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. It is a justified amendment taking authorship and date of the original incorrect spelling.

4. Genus *Blephariceras* Macquart

Blepharicera Macquart, 1843, Annls Soc. ent. Fr. (2) 1: 61; monotypic, type species *Blepharicera fasciata* (Westwood, 1842).

Parablepharocera Kitakami, 1931, Mems Coll. Sci. Kyoto imp. Univ. (B), 6: 97; type species (original designation): *Blepharocera shirakii* Alexander, 1922. New synonymy.

Blepharicera needs revision. The genus is probably best defined by the following derived characteristics: — Middle coxa with setose median outgrowth, middle trochanter covered by short setae (may be indistinct in males; in the small *B. japonica*, trochanter modified, but no coxal outgrowth). — Long black setae on base of hind basitarsus (absent in the group called *Parablepharocera*) have sometimes been mistaken for tibial spurs. True tibial spurs lacking in some males, females normally with one large and one very small spur on hind tibia, both pale and inconspicuous. — Female frons with brush-like or band-like patches of setae (not expressed in all species, possibly restricted to some derived subgroup including *Parablepharocera*).

First instar larvae of Blephariceridae bear characteristic paired dorsal setae at the pseudopod base (Zwick 1977, Hogue 1978). Second and later instar larvae of Blepharicerini normally possess distinct dorsal pseudopods which then carry these geminate (dorso-pseudopodal) setae (Hogue 1978). *Blepharicera* and *Tianshanella* are the only Blepharicerini without dorsal pseudopods. Presumably, they are secondarily reduced. In *Blepharicera*, the geminate setae occur on the anterolateral angles of the trunk segments, which may be extended, "simulating" (Hogue 1987) dorsal pseudopods. In the *B. micheneri*-complex and in the Japanese complex called *Parablepharocera*, the posterior corner of each abdominal segment is also more or less pointed or fingershaped.

Although the last character is problematic, the others suggest *Blepharicera* is monophyletic. It includes several species groups (Hogue 1987). The archaic Oriental (*B. pusilla*) and East American (*B. tenuipes*-group) species with simple ventral bridge, simple posteriorly directed, essentially straight aedeagal rods and aedeagal tines with a canal do not seem to form a monophyletic cluster; *B. pusilla* seems to be isolated, perhaps together with the incompletely known *B. apoensis*.

In the remaining species, the aedeagal tines lack a canal, or it is incomplete. Species sharing a syndrome of derived characters, i. e. a rotated male ventral bridge and associated hypopygial structures, plus correspondingly long ducts of the female receptacles, form a monophyletic derived entity which I call the *fasciata*-group. It includes the Nearctic *B. ostensackeni* Kellogg, the so-called *Parablepharocera*, and all remaining Palaearctic and Oriental species. Although the interrelations between individual species of the *fasciata*-group are as yet unknown, it is clear that *Parablepharocera* is part of it, instead of being the sister group of all other *Blepharicera*. Recognition of a separate genus or subgenus for these Japanese species (even if they are in fact closely interrelated) would turn *Blepharicera* into a paraphyletic taxon. This is not admissable, *Parablepharocera* should be suppressed

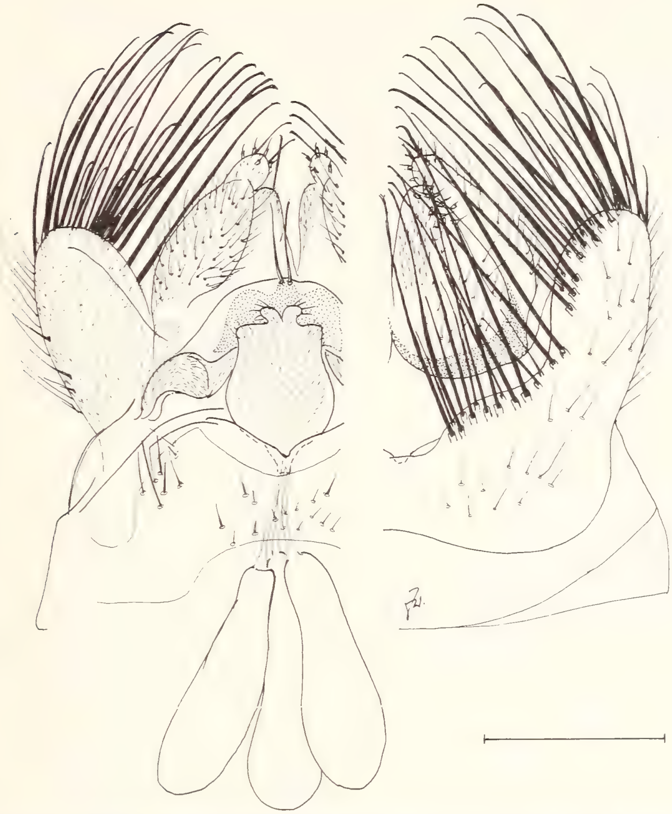


Fig. 1: *Bibiocephala infuscata*, female abdominal tip in ventral (left) and dorsal (right) views; from the lectotype of *B. jezoensis*. The scale line is 0.5 mm.

as synonym of *Blepharicera* but may be classified as the *shirakii*-subgroup within the *fasciata*-group.

The western Nearctic *micheneri*-group shows various degrees of elongation and rotation of the intromittant organs and of elongation of receptacular ducts. It may be a grade, with *B. jordani* Kellogg being most similar to members of the *fasciata*-group.

Some Old World species are inadequately described, e. g., from females only, despite the fact that specific characters of this sex have never been properly established. The opposite sex is required but there is no material. Also, not all types are presently available. A complete revision is therefore impractical. The following notes are a first contribution towards it. Specific identification of the very uniform larvae and pupae is not attempted, except for one very exceptional new species.

4.1. ***Blepharicera pusilla*** sp. n. (Figs. 2a—g, 3)

Material: ♂ holotype (dissected from pupa), 2 ♀ paratypes (dissected from pupae), 3 L_4, 1 L_3 17. VII. 1969; 2 pupae, 12 L_4, 2 L_3, 4. IX. 1969: MALAYSIA, station 2 on Gombak River, 15.5 miles from Kuala Lumpur, Lendong Road, (J. Bishop leg.; presently in my collection in the Limnologische Flußstation Schlitz).

Small, maximum wing length 4.4 mm. General structure typical, venation typical. Antennae 15-segmented, scape and pedicel a little longer than flagellar segments. Flagellomeres approximately cylindric, almost twice as long as wide. Last segment easily twice as long as wide, a little longer than penultimate. Palpi 5-segmented, segment 5 hardly longer than segment 4 in female; palpus tip missing in male. Eyes, mouthparts and legs sexually dimorphic.

Male: eyes bisected, upper portion with large facets, one third the size of lower portion. Upper portions of eyes meet for a long distance on vertex; ocelli on a small cone. Rostrum very short, mandibles and hypopharynx reduced. Legs long and slender, appendix of middle coxa small, trochanter hardly modified. No tibial spurs. Setation at base of hind tarsus dense, long. Claws slender, gently bisinuous, tip thin, almost straight, few setae on gently swollen base.

Genitalia: Genital capsule wide and short, distal margin sinuous, continuous with soft sail-shaped inner portion of gonostyle, anterior edge of gonostyle sclerotized, hard. Outer portion of gonostyle in dorsal view with narrow base and wide, rhomboid distal portion. In side view, outer gonostyle of uniform width but bent downward and with ventral point near midlength. Inner skeleton: gonites and ventral bridge very wide; large vesica with huge vertical apodeme anteriorly. Phallus rods simple, thick, short, almost straight. Aedeagal tines very stout, curved mediad; their common lumen arises medially, ventrally from phallus rods. Lumen after a short distance divided into separate tubes which curve first outwards and then mediad. Tubes widened near midlength, forming a striate cavity. What appears to be an outer hull of aedeagal tines arises far laterally on gonites, tines broadly connected medially. From this median connection two brownish little horns appear to rise, between phallus rods. Apices of aedeagal tines obliquely truncate, widely open. In side view, aedeagal tines first lie flat and then rise obliquely. Tegmen very short, simply triangular. Its blunt hook-shaped tip in side view curves against a conical process on upper side of subanal pouch. Cerci simple, triangular, separated by wide, V-shaped notch.

Female: eyes widely separate, almost simple, a seam-like strip of slightly larger ocelli along upper edge is easily overlooked. Ocelli not on a cone. Rostrum about as long as head high, mandibles and hypopharynx well developed, serrate. Facial setation inconspicuous, many scattered hairs. Appendage of middle coxa well developed, setation of trochanter only slightly enhanced. Hind tibia and metatarsus like in male, no spurs. Tarsal claws very large, almost semicircularly curved, tip slightly sinuous. Basal heel of claws with fine basal setae and terminating in two slender spines.

Genitalia: General structure not distinctive. Spermathecae large, elongate, pear-shaped, longer than short straight ducts.

Pupa: Oval, 2.6—3.8 mm long. Light brown, integument smooth, moderately shining; granules fine, very sparse, light, only on abdomen. Sharp edge separating moderately convex upper surface from flat lower side resting on substratum along entire circumference. Abdominal segment 2 not reaching substratum. Cephalic sclerite visible in front of respiratory organs. Respiratory organs widely separate,

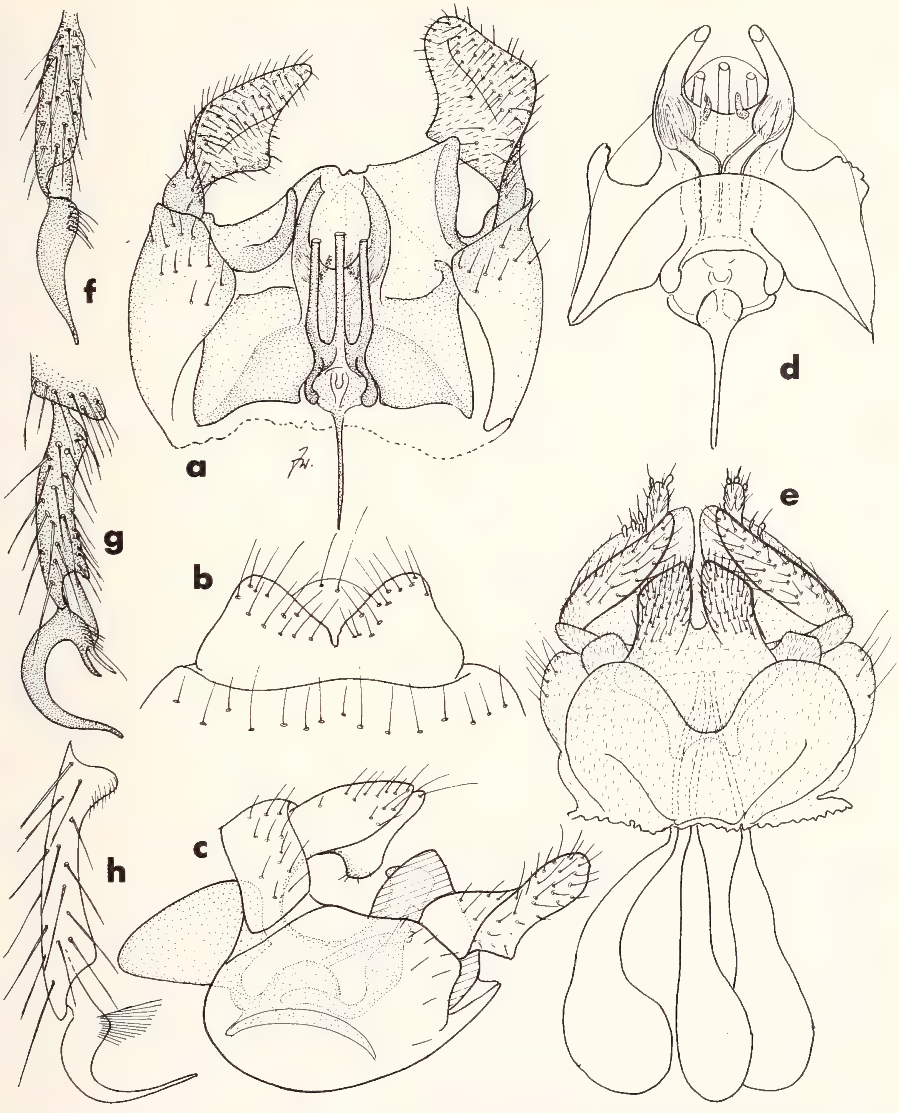


Fig. 2: *Blepharicera pusilla*, male genitalia in dorsal view (a), 10th tergite (b) removed; c, intact genitalia in lateral view, inner dististyle shown in hatching; d, dorsal view of phallus complex and ventral bridge; e, female genitalia, ventral view; posterior pretarsus of male (f) and female (g). *Blepharicera apoensis*, pretarsus of hind leg (h); from the slide of a female paratype.

consisting of four apically pointed lamellae, successively shorter from front to rear. Lamellae 1 and 4 widely separate, base of first lamella medially extended and curved back, but not fused with base of last lamella. Lamellae 2 and 3 distinctly narrower and more delicate than outer lamellae, fairly exposed. Attachment disks on abdominal segments 3 to 5.

Larva: L_3 approximately 3.4, mature L_4 up to 4.6 mm long. Sand-coloured, matt. Indistinctly raised granular areas medially on abdominal segments 2—6. Body flat, wide, with deep constrictions. Head capsule flat, deeply divided, eyes well visible. Anterior edge of head crest-shaped, with small processes above mandible insertions. A median extension at labrum, with two setae. Lower part of labrum fairly wide, densely covered with long, almost spatula-shaped setae. Antennae about as long as median frontal sclerite, bisegmented; pale membraneous area between segments in L_3 near base, near middle in L_4. Six pairs of simple ventral prolegs, rough sole occupying about half length. Upper face of prolegs apically covered with fine and moderately long hairs. No dorsal prolegs. Last body segment deeply separated from preceding, slightly divergent sides terminating in wart-like rudiments of 7th proleg. Posterior edge of last segment medially arched, with two setae. Ventral suckers, gills (with 5 and 7 filaments in L_3 and L_4, respectively) and so-called anal gills normal.

Mandibles unique in the family, long and slender, pale, lightly sclerotized. Inner mandibular tooth normal, outer two modified into comb-like rakes. The first consists of ca 20 slender down-curved processes forming a longitudinal row between inner tooth and outer rake. Outer rake consisting of about five slender processes, pointing mediad.

Affinities: *B. pusilla* is the only Old World *Blephāricera* whose inner male genitalia are not rotated but remain in the primitive position. As explained before, American species similar in this respect are symplesiomorphic, but probably not closely related. Close relatives of *B. pusilla* are unknown (except, by the similarity of female claws, perhaps the inadequately known *B. apoensis*). In particular, larval mandibles are exceptional. First instar *Liponeura* have serrate mandibular edges (Arens 1987) and mandibular serrations are also known for large larvae of *Nesocurupira* (Stuckenberg 1970, Zwick 1977), but structures are quite different. Serrations are not nearly as deep as in *B. pusilla*, they are never bent, and in particular, all point mediad, as normal, while the two rakes of *B. pusilla* stand at almost right angles.

4.2. ***Blephāricera apoensis*** (Alexander, 1952) (Fig. 2h)

Blepharocera apoensis Alexander, 1952, Bull. Brooklyn ent. Soc. 47: 92.

The holotype should be in the Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts but is not (M. Thayer, in litt.). One wing, one hind leg and an antenna on a slide labelled female paratype in the collection of the late Dr. C. P. Alexander (USNM) were studied. The description gives Philippines (Mindanao), Mainit R., Mount Apo as type locality; the type was "believed to be a male but without dissection this cannot be fully determined" (Alexander 1952).

Wing over 6.5 mm long, very base lacking; venation typical. No tibial spurs. Basal setae on hind tarsus very dense, resembling little spurs. Last tarsal segment with dense fine setation on distinct epicondylus. Tarsal claw very long, curved at an almost right angle, apex very long and thin, base swollen and covered with long setae, growing successively shorter towards tip. Antenna cleared, distorted, basal segments ca. three times as long as wide, distal ones shorter. Segment 5 longest, about 1.5 times longer than each of segments 13—15, which are similar.

The resemblance of the tarsal claw with *B. pusilla* sp. n. is striking but *B. apoensis* is too insufficiently known to safely recognize its affinities.

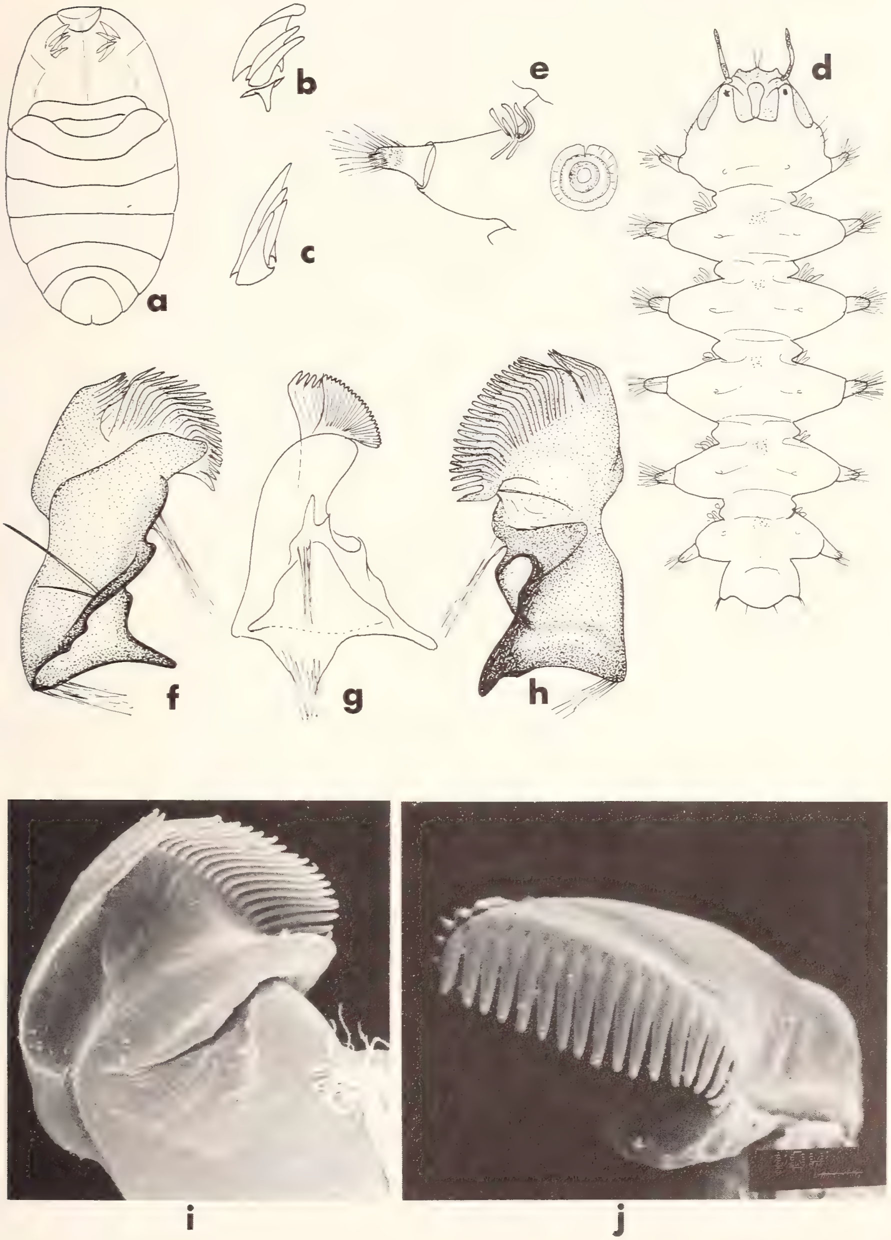


Fig. 3: *Blepharicera pusilla*: a, pupa; b, c left pupal gills in dorsal (b) and posterior (c) views; d, last instar larva; e, right side of 3rd body division, ventral view; f—h, last instar larva, mandible in posterior, medial and lateral views, respectively; i, j: the same in oblique posterior and apical views, respectively; to same scale; courtesy of W. Arens.

4.3. The *fasciata*-group

4.3.1 The *shirakii*-subgroup

4.3.1.1. *Blepharicera shirakii* (Alexander, 1922) (Fig. 4d)

Blepharocera shirakii Alexander, 1922, Insecutor Inscit. menstr. 10: 22.

Material: 2 ♂, 1 ♀, 1 pupa, 1 larva, without locality labels, from coll. Kitakami in USNM.

The type of this species should be in the Alexander collection but was not located (Dr. W. Mathis, in litt.). My interpretation of the name relies on specimens in USNM, identified by S. Kitakami. For a general description see Alexander, 1922. The antennae are setiform and long, most flagellar segments are about five times as long as wide. Segment 15 is much smaller than the others, about twice as long as wide, oval. Upper portion of male eyes very small, flat frontal strip carrying ocelli distinctly wider than one single upper section of eye.

Male genitalia: very elongate, 9th sternum with slender, narrow angular anterior extension housing very long re-curved phallus rods and aedeagal tines. Phallic complex and associated sclerites completely inverted, as in the type-species of the genus. Apodeme truncate, its anteriorly directed edge very wide. Apex of tegmen obtusely narrowed, with raised median crest ending in a recurved slender spine. Inner gonostyle normal, with separate anterior member. Outer gonostyle divided to about midlength, dorsal lobe strongly setose, straight, narrowed towards apex, of somewhat sinuous irregular form, with median longitudinal crest. Ventral gonostyle lobe soft, finely pilose, without setae, forming a gently down-curved appendage with narrow apex. Ventral lobe only slightly longer than dorsal. Cerci simple, separated by V-shaped notch. Anal cone visible in this notch, with a number of sclerotized triangular asperities arranged in transverse rows on lightly sclerotized upper face. Similar structures present in *B. esakii* and *B. tanidai*, see Figs 4b and 5e.

Female, pupa and larva as described by Kitakami, 1931; present female not examined in detail.

4.3.1.2. *Blepharicera esakii* (Alexander, 1924) (Figs. 4a—c)

Blepharocera esakii Alexander, 1924, Insecutor Inscit. menstr. 12: 52.

Material: 1 wing on slide, incorrectly labelled holotype: Japan, Mt. Rao (?; difficult reading), 500 ft, May 7, 1922, beside stream in thick forest, Esaki. — Additional material: 1 ♀ on slide, labelled (data in parenthesis added according to kind information of K. Tanida): Japan, Honshu, (Niigata), Kurokawa-Echigo, 200 m, V-31-1955, Kintaro Baba; 1 ♀ wing on slide, Japan, Shikoku, (Ehime), Omogo-kei, 700 m, V-11-1952, R. Ishikawa (all slides in coll. Alexander, No. 2562, USNM); all females labelled as "metatypes". 1 ♂, 1 ♀, 1 pupa, 1 larva without locality labels, from coll. Kitakami in USNM.

The type should be in the Alexander collection but was not located (Dr. W. Mathis, in litt.); in the description, type locality and date are given as Yumoto, Shimotsuke-no-kuni, 5, 820 ft, 23 vii 1923 (Honshu, Tochigi: Tanida in a letter): the above slide cannot be of the type. Specimens labelled metatypes by Alexander have no type status. Their presence suggests that the type was lost before the collection was given to the USNM.

For a general description, see Alexander 1924. Very similar to preceding species but flagellar segments only about twice as long as wide, except 15th about four times

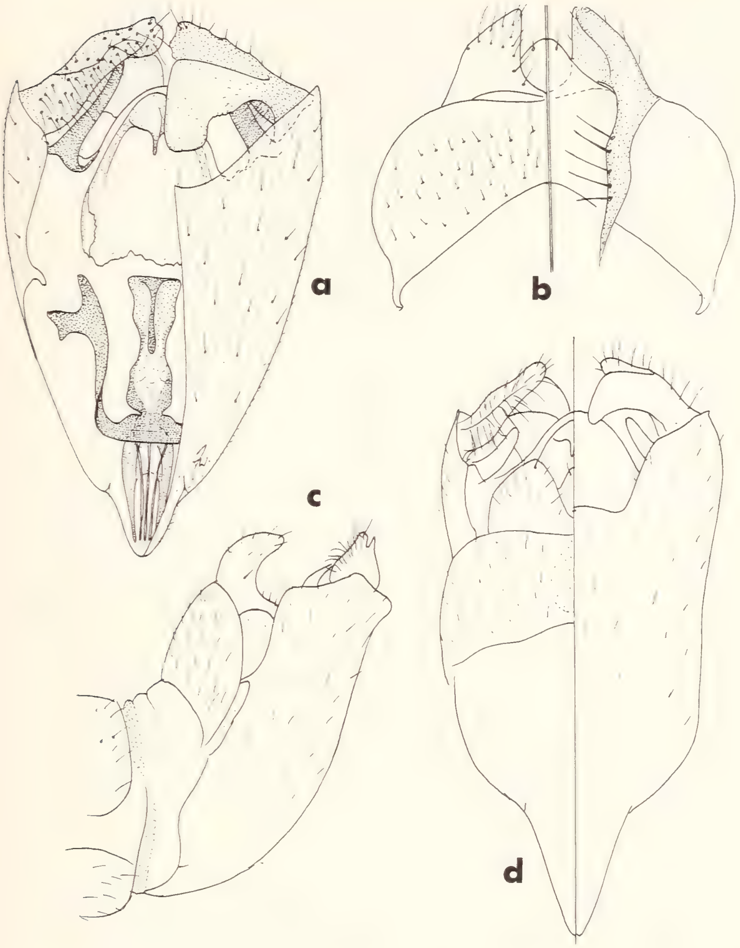


Fig. 4: *Blephariceras esakii*, male genitalia: a, combined dorsal (left side; tergite 10 removed) and ventral (right) views; b, tergite 10, dorsal (left) and ventral (right) views combined; c, abdominal tip in side view. *Blepharicera shirakii*, male genitalia: d, combined dorsal (left) and ventral (right) views.

as long as wide and longer than any other. Upper portions of male eyes fairly large, in dorsal view each about as wide as the dorsally visible part of the lower portion of eyes, and almost wider than the frontal strip between the eyes. The upper portion of eyes almost touches the ocelli.

Male genitalia: elongate, basal extension not as long as in *B. shirakii*. Phallic complex, tegmen and inner gonostyle similar. Outer gonostyle even more sinuous and less regular in form, longitudinal crest distinctly sinuous, apex a little overhanging and downcurved. Setose dorsal lobe of same length as finely pilose soft ventral lobe. The latter rises from a narrow base and is ax-shaped, with rectangular bend near middle.

10th tergite lobes acutely pointed, separated by deep, U-shaped notch and conspicuously curved back in side view.

Female genitalia not comprehensively studied, no obvious distinctive characters. Seminal receptacle and its duct very similar to *B. fasciata*, see Fig. 7a—c. Pupa and larva not studied in detail.

4.3.1.3. *Blepharicera tanidai* sp. n. (Fig. 5)

Material: JAPAN, Honshu, Ishikawa, Mt. Hakusan Area: ♂ holotype, 6 ♀ paratypes, Koaka-dan; 1 pharate ♂ dissected from pupa, Tôchu-dan; all leg K. Tanida and P. Zwick, Sept. 1980. Holotype and 2 paratypes in the Osaka Museum of Natural History, remainder in coll. P. Zwick.

Wings of males 6.5—7.0 mm long. Very similar to both preceding species. Antennae resemble *B. shirakii* but are a little bit heavier and the last segment is even shorter and pyriform; other flagellomeres 5—6 times longer than wide. The upper portion of eyes is intermediate between the two other species.

Male genitalia generally similar to *B. esakii* and *B. shirakii*, but clearly different in the following: genital capsule relatively stout, basal extension even shorter than in *B. esakii*. Outer gonostyle basally bare, flat, simple, its distal half raised as a large anterior swelling, apex a little overhanging and downcurved. Dorsal lobe shorter than ventral. Ventral lobe smooth, not pilose, base long and narrow, apex ovoid, downcurved. Apex of tegmen broad, distally slightly enlarged, membraneous, onion-shaped, striate. In the middle of this section is a wide, ax-shaped flat sclerite.

Pupa similar to *B. shirakii*, no distinctive characters noticed. Females and larvae not definitely known, specimens taken with the types at Shiromine are not distinctive, and not necessarily conspecific.

Note: Named for Dr. Kazumi Tanida, now of Osaka, who very kindly helped me with my collections in the Mt. Hakusan area.

4.3.2. **The *faciata* subgroup**

4.3.2.1. *Blepharicera indica* (Brunetti, 1911) (Figs. 6a—e, 7e)

Blepharocera indica Brunetti, 1911, Rec. Indian Mus. 4: 316.

Material: AFGHANISTAN: A 863, Paghman (68° 57' E/34° 36' N), 15. VII. 60, 2 ♂, 2 ♀ (K. Lindberg; P. Nielsen det. 1962: *B. fasciata*! ZFMK); Prov. Kadaghan, Salang-Paß, (69° E/35° 40' N), 2400 m, 11. VII. 1971 (Vartian leg., my coll.). — PAKISTAN (leg. F. Schmid unless otherwise indicated; compare Schmid 1958 for locality information and maps; ZFMK, Bonn): Cachemire et Jammou: Satpura-Tso (9000 ft), 24. IX. 53, 1 ♂, 13 ♀; Dalti (9000 ft), 7. IX. 1954, 1 ♂, 1 ♀; Yasin (8100 ft), 3. IX. 1954, 13 ♂, 6 ♀; Katchura-Tso (Katzarah Tso according to Schmid 1958) (7500 ft), 5. X. 53, 1 ♀; Surgun (6874 ft), 29.—30. VII. 1953, 2 ♂, 1 ♀; Gulmiti (6000 ft), 29. VII. 1954, 1 ♂; Shardi (6130 ft), 1.—10. VIII. 1953, 5 ♂, 2 ♀; North West Frontier Province: Kaghan (6686 ft), 27.—29. VI. 1953, 4 ♂, 1 ♀; Mahandri (5153 ft), 28. VI. 1953, 1 ♀; Muquam, 16. V. 1954, 1 ♂; Belouchistan: Central Zarghun (a forest at one day's walking distance E of Quetta), 7000—9500 ft, Urak, 1.—3. V. 53, 1 ♀. — SRI LANKA, (N. C. P.), Polonnaruwa, 18.—21. III. 1954, 3 ♂, 2 ♀ (F. Schmid).

Male: Portions of eye separated by distinct suture, upper portions almost as large as lower; see below for variation. Genitalia: outer gonostyle normally distinctly more slender than in *B. asiatica;* apically not distinctly notched, but setal arrangement sug-

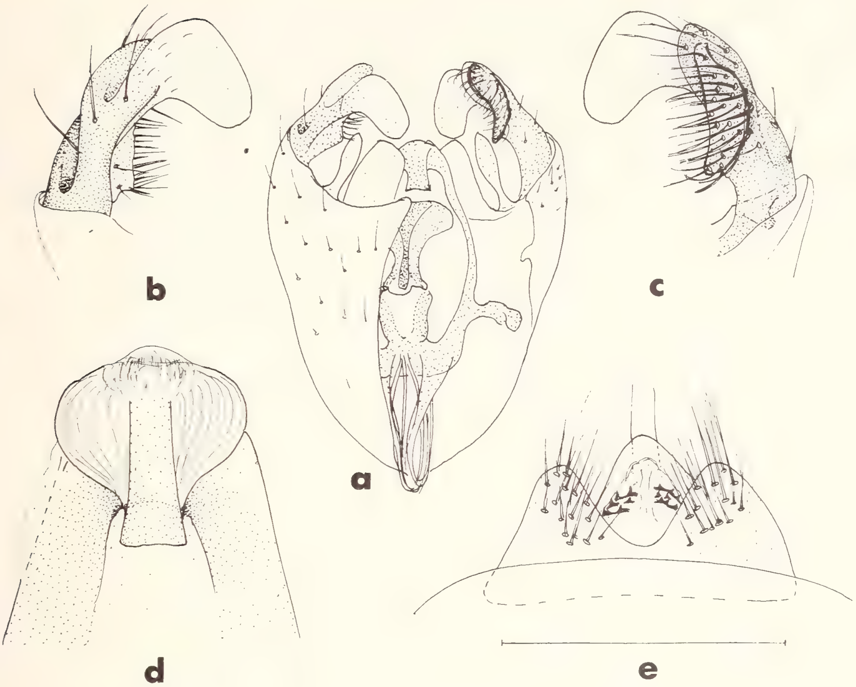


Fig. 5: *Blepharicera tanidai*, male genitalia: a, combined dorsal, (right, tergite 10 removed) and ventral (left) views; b, outer gonostyle, ventral view; c, outer gonostyle, dorsal view; d, apex of tegmen, dorsal view; e, cercal complex, dorsal view. The scale line (for Figs. b—e) is 0.3 mm.

gesting a faint notch. Very narrow cleft separating cerci, their distal edges forming a more or less straight transverse line. Because aspect varies with position of parts, reliable distinction from *B. asiatica* requires study of tegmen. Apex of tegmen well sclerotized, shaped like a blunt arrowhead, with clear-cut lateral edges. A very distinct median crest basally merging with general surface of tegmen, no free point. In side view, the tegmen apex resembles a simple finger, with downcurved sclerotized anterior shield.

Note: In one male from Muquam the median crest seems to fork towards the lower free end and the apical tegminal plate appears bifid. Probably an individual aberration or malformation.

Female: upper portion of eyes distinctly larger than in males, although distinctly smaller than in females of *B. asiatica*. Lower edge forms a curved line above antennae. Frontal strip between eyes wider than anterior ocellus, this clearly visible in facial view. However, some females have large upper portions of eyes; they can be separated from *B. asiatica* only by genitalia: Anterior edge of oviscapt about one third the maximum width. Distal lobes convergent, narrowed towards tip, but not as slender as in *B. fasciata*. Genital fork similar to *B. asiatica*, but anterior margin not as projecting, notch very small, although always distinct. Spherical spermathecae with or without sclerotized nipple. Pale spermathecal duct coiled at some distance from spermatheca, diameter uniform.

Notes: The light scutellum of *B. indica* distinguishes it from the sympatric *B. asiatica*. This agrees with Brunetti's (1911) and Tonnoir's (1931) description of the female type specimens and is one reason to refer the name *indica* to the present species. Unfortunately, many of the details provided by Tonnoir are not specific. The illustration of the oviscapt is not in conflict with my interpretation; internal genital characters have not been described. Tonnoir shows a female with relatively small upper portion of eyes; among the Indian taxa, I have observed such females only in the present species. The only conflicting detail is the short last palpal segment of the types. Kaul (1971) uses this to identify *B. indica* but has apparently never seen specimens. Similarly, I have not seen a single Indian female of *Blepharicera* with such short palpal segment and wonder about the correctness of the description. The types should be in the Zoological Survey of India, Calcutta, but (like other material in this institution) have not been located (Dr. Adam, in litt.).

4.3.2.2. *Blepharicera asiatica* (Brodsky, 1930) (Figs. 6f–g, 7d)

Blepharocera asiatica Brodsky, 1930, Zool. Anz. 90: 135.

Blepharocera kuenlunensis Lackschewitz, 1935, Wiss. Erg. niederl. Exped. Karakorum 1: 391. New synonymy.

Blepharocera tertia Kaul, 1971, Orient. Ins. 5: 419. New synonymy.

Material studied: ♂ holotype of *B. kuenlunensis* labelled: 3600–1850 m, 7.–12. X. 1929 / Sanju pass to Sanju bazar / Nederlandsche Karakorum Expeditie J. A. Sillem leg. / *Blepharocera kuenlunensis* n. sp. Typus! Dr. P. Lackschewitz (handwritten red label) (IVTZ, Amsterdam, genitalia in microvial on specimen pin). — Additional material: USSR: several adults, pupae and larvae, Zailijskij Ala-tau, VII 1930 (K. Brodsky leg. and det. *B. asiatica*; from the type locality, the Issyk R., see Brodsky 1972; in my coll.). — PAKISTAN (leg. F. Schmid unless otherwise indicated; see Schmid 1958 for locality information and maps; ZFMK, Bonn): Cachemire et Jammou: Kashmir, Wojil Bridge, 5000 ft, 24. IX. 1930, 9 ♂, 1 ♀ (S. R. Christophers, B. M. 1930-591; Edwards det. *B. indica*; BMNH; 1 additional ♂ in USNM); Rampur, 15. VI. 1954, 5 ♂; Muzaffarabad (3250 ft), 16.–21. VI. 1953, 1 ♂; Shigar (7700 ft), 1. X. 1953, 1 ♂; Satpura Tso (9000 ft), 24. IX. 1953, 2 ♂; Gilgit (74° 20' E/35° 50' N), 9.–27. VII. 1954, 2 ♂; Katchura-Tso, (Katzarah Tso according to Schmidt 1958) (7500 ft), 5. X. 1953, 1 ♂, 3 ♀; Gulmiti (6000 ft), 29. VII. 1954, 5 ♂; Doian (5000 ft), 31. V. 1954, 2 ♂; Kar Gah, 4. VII. 1954, 1 ♂, 2 ♀; Astor (7150 ft), 30. V. 54, 1 ♀ North West Frontier Province: Kaghan (73° 30' E/35° 50' N), (6686 ft), 27.–29. VI. 1953, 1 ♂; Kawai (4800 ft), 24. VI. 1953, 13 ♂, 4 ♀; Khoghozi (5180 ft), 3.–5. X. 1954, 5 ♂, 10 ♀; Rumbur (7203 ft), 16. XI. 1954, 4 ♂; Salf-ul-Maluk Sar (11 000 ft), 1.–3. VII. 1953, 4 ♂, 2 ♀; Balakot, 12. X. 53, 1 ♀; Muquam, 26. V. 1953, 8 ♂, 1 ♀; Reshun, 4. X. 1954, 1 ♂; Djanni, 3. V. 1953, 3 ♂; Belouchistan: Central Zarghun (forest at a day's walk E of Quetta) (7000–9500 ft), Urak, 1. V. 1953, 1 ♂. — INDIA: Ritani 29. IX. Kumaon 7500 ft Muktesar Sept. 1922 Fletcher coll./India pres. by T. B. Fletcher B. M. 1925-546 / "*Blepharocera* sp. n. / damaged ♂ returned. Road fr. Bhintol to Muktesar 5500 ft at right waterfall. Note midcoxa 11. IX. 22". — SRI LANKA: Central Province, Kurundu-gaha-ela, 1500 ft, 12. I. 1954, 1 ♂, 1 ♀ (F. Schmid, coll. Zwick).

Uniformly dark brown. An unfaceted narrow strip between portions of male eye. Upper part with large facets distinctly smaller than lower part in specimens from Tien Shan (type locality of *B. asiatica*) and in the type of *B. kuenlunensis*. In the remaining material it is large, almost larger than lower part, as in the description of

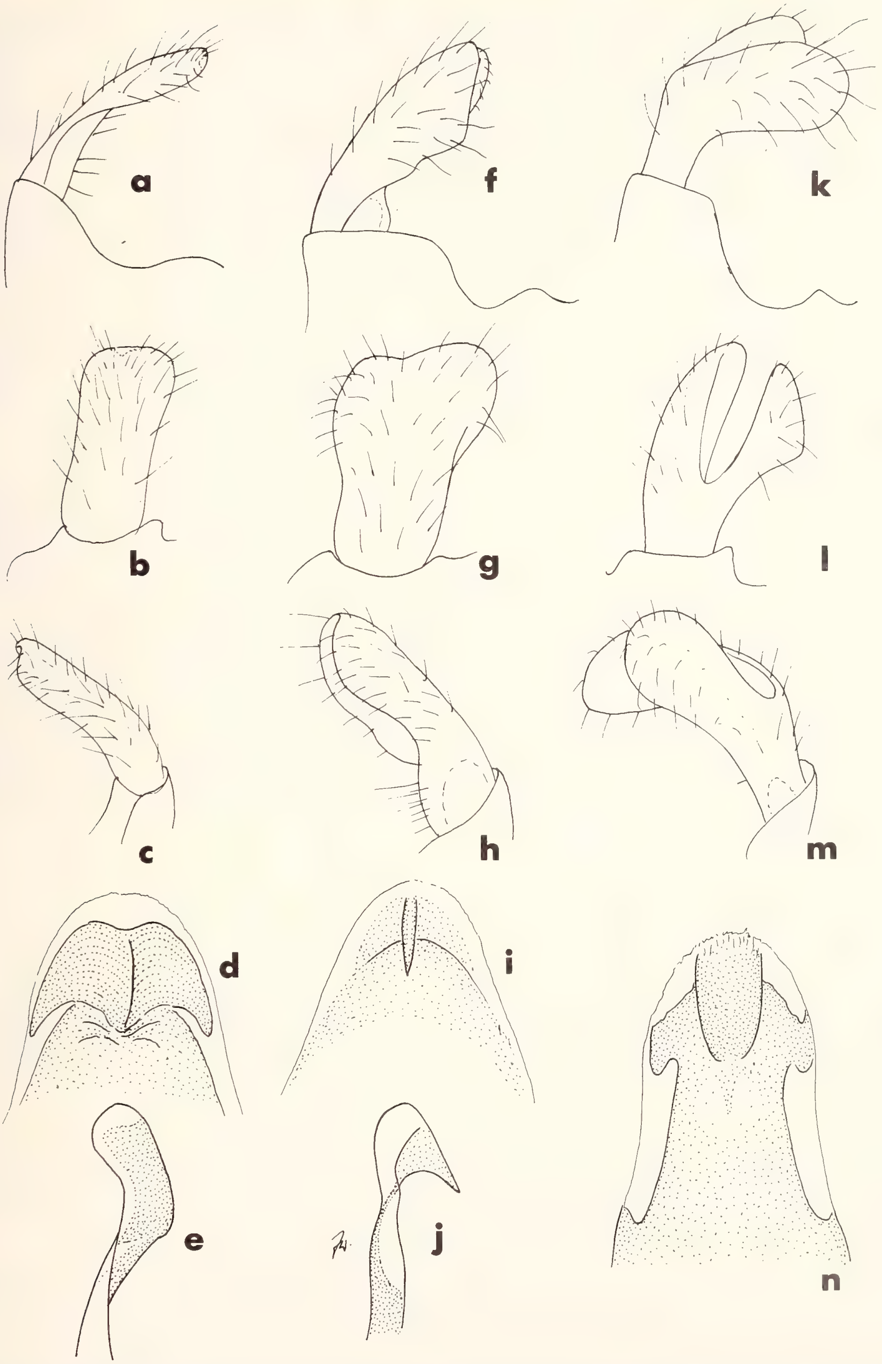


Fig. 6: *Blepharicera indica* (a—e), *B. asiatica* (f—j), *B. fasciata* (k—n): outer lobe of right male gonostyle in dorsal, medial and ventral views, respectively (top 3 lines); dorsal (d, i, n) and lateral (e, j) views of tip of tegmen.

B. tertia. Distinction of geographical races may later become possible. Females have large upper portions of eye, lower edge appearing like a straight transverse line projecting medially distinctly beyond antennal insertions. Frontal strip between eyes narrower than anterior ocellus, which is not clearly visible in frontal view. *B. asiatica* is sympatric with *B. indica*, which has a pale scutellum. Safe identification requires study of genitalia and is possible in both sexes.

Male tegmen conical in dorsal view, poorly sclerotized, with sharply pointed median crest clearly visible in illustrations (Lackschewitz 1935; Brodsky 1972). In side view, it projects as acute spine. In the specimens from Tien Shan, spine more downcurved than in Fig. 6j, almost parallel to plate.

Outer male gonostyle usually distinctive, distally widened, notched. Dorsal lobe larger and with shorter and stouter setae than soft ventral lobe. There is some variation, e. g. one specimen from Salf-ul-Maluk Sar has slender gonostyles resembling *B. indica* but a typical tegmen. Cerci simple, essentially triangular, separated by a V-shaped notch.

Female genitalia: anterior edge of oviscapt about half as wide as greatest width; distal lobes heavy, rounded. Genital fork wide, anterior margin extending distinctly in front of lateral spine-like extensions, with large semicircular median notch. Spermathecae spherical, with small sclerotized nipple. Each duct of uniform width, strongly coiled section at some distance from receptacle dark.

Notes: The many pinned specimens in ZFMK were not distinguished from *B. indica* by the late B. Mannheims, who labelled several specimens of both species as *B. indica.* Types of *B. tertia* should be in the Zoological Survey of India, Calcutta, but were not located by the curator (Dr. Adam, in litt.). The original illustration shows the distinctive wide lobed form of the gonostyle but information on other important details, like tegmen structure, is not available. It appears that Kaul was not aware of the description of *B. asiatica.*

4.3.2.3. ***Blepharicera alhnicola*** (Kaul, 1984).

Blepharocera alhnicola Kaul, 1984, J. Bombay Nat. Hist. Soc. 81: 16.

Doubtful name based on single female from India, Himachal Pradesh, Parini (Kulu valley), 2000 m. In the original description it is only compared to species named by Kaul; *B. asiatica* and *B. indica* are not considered. Details described permit no specific identification; dark brown dorsal side suggests identity with *B. asiatica.* Type not seen.

4.3.2.4. ***Blepharicera rahlaea*** (Kaul, 1984)

Blepharocera rahlaea Kaul, 1984, J. Bombay Nat. Hist. Soc. 81: 164.

Doubtful name based on single male from India, Himachal Pradesh, Rhala (Kulu valley), 3200 m. Not compared to *B. asiatica* and *B. indica*, gonostyles resemble the former; tegmen not described. Long spine-like processes below gonostyles suggest gross inaccuracy, or description from damaged specimen (detached, rolled dorsolateral corners of genital capsule). Specific identification not possible; dark colour also suggests identity with *B. asiatica.* Type not seen.

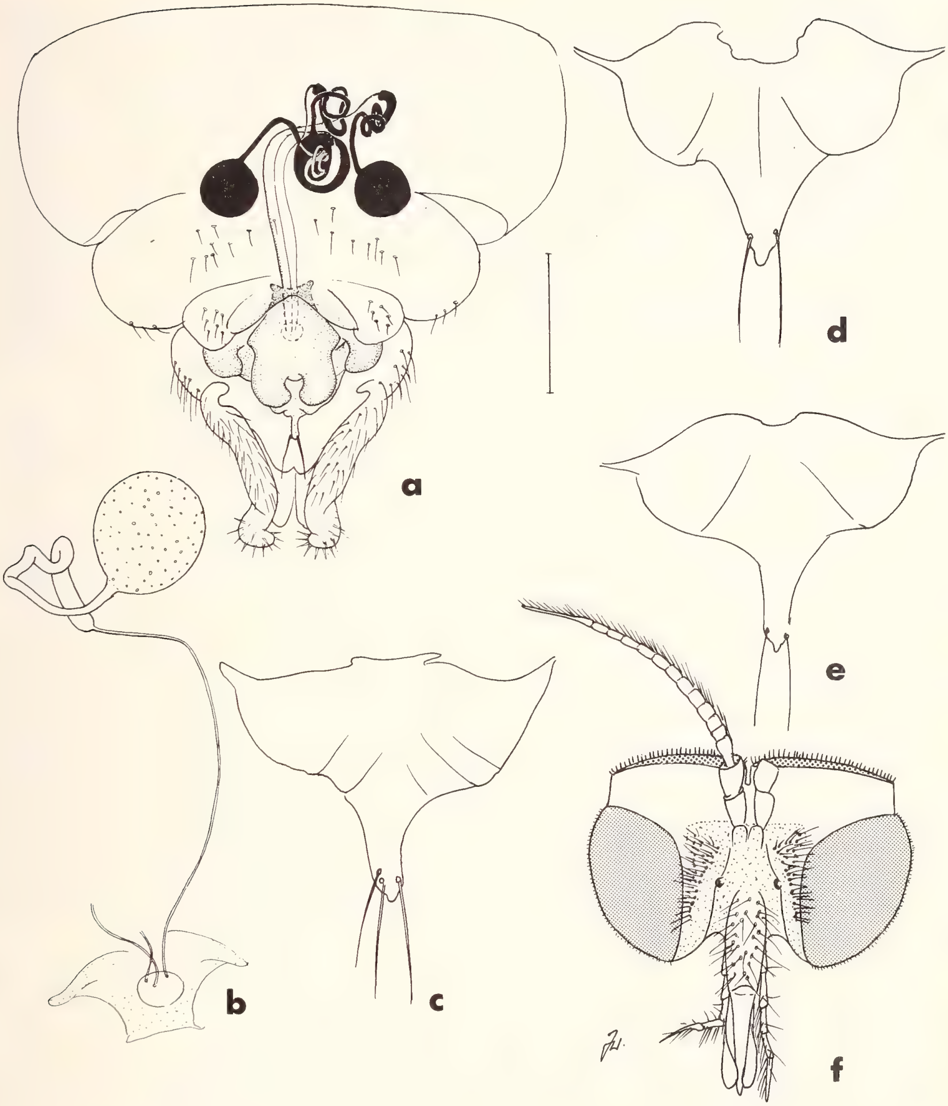


Fig. 7: *Blepharicera* spp., females. — *B. fasciata* from Chios: a, cleared genitalia in ventral view, scale line is 0.3 mm; b, detail of one receptacle; c, genital fork; presence of 3 setae is an individual aberration. — Genital forks of *B. asiatica* (d; from Rampur) and *B. indica* (e, from Polonnaruwa). — *B. tetrophthalma*, head of holotype, f.

4.3.2.5. ***Blepharicera fasciata*** (Westwood, 1842) (Figs. 6k—m, 7a—c)

Asthenia fasciata Westwood, 1842, Mag. Zool. Anat. comp. 12: no. 94.

Only some comparative notes on this well-described species are required. No suture, but a narrow area with intermediate facets between large upper and small lower facets in male eyes, except in *B. fasciata gynops* Zwick, from Sardinia, with separate small upper portion of eyes. Male gonostyle deeply divided into similar anterior and posterior lobes, see Mannheims (1935). Fig. 6n is a less schematical illustration of the tegmen with its arrow-head-shaped apex and the wide blunt median portion. In side view, the apex resembles *B. indica*. Cerci simple, not distinctive, much like in *B. asiatica*.

Female head resembles *B. asiatica*, except last palpal segment of *B. asiatica* usually distinctly longer than penultimate segment. Female genitalia: front edge of oviscapt very narrow, about 0.3 times maximum width. Apical lobes distinctly narrowed, slender, medially converging. Genital fork triangular, lateral extensions almost level with entire anterior edge which is not notched. Long duct of spherical spermathecae with dark coiled section where it is distinctly widened, and then abruptly reduced to very small diameter.

B. fasciata is the only European species of the genus, its eastern limits are in Iran (Zwick 1978), its range does not seem to overlap with other *Blepharicera* species. Abundant in southern Europe; only material from the northern border of distribution listed here:

Material: Austria, Böhmerwald: 1 ♀, Austria sup., Hammern, 13. 8. 1872, Mik (NHMW). Germany: 8 larvae, 3 pupae, Bayerischer Wald, Ilz at Kalteneck, 19. 6. 1985 (leg. T. Pitsch, my coll.).

4.3.2.6. ***Blepharicera autumnalis*** (Kaul, 1971)

Blepharocera autumnalis Kaul, 1971, Orient. Ins. 5: 423.

I have not seen this problematic but possibly distinct species, types have not been located in the Zoological Survey of India, Calcutta (Dr. Adam, in litt.). The description omits important details of male genitalia; illustration of gonostyles resembling *B. asiatica*. Strong facial setation may be distinctive. However, it is shown right across antennal segments, rendering accuracy of the figure doubtful. Normal brush-shaped patches of frontal setae are shown for the female of *B. autumnalis*; conspecifity with male remains to be established.

4.3.2.7. ***Blepharicera tetrophthalma*** (Edwards, 1933) (Fig. 7f)

Blepharocera tetrophthalma Edwards, 1933, J. Fed. Malay States Mus. 17: 248.

Material: female holotype, female paratype, Tampassuk R., Mt. Kinabalu, Borneo (BMNH).

Complete redescription not attempted. *B. tetrophthalma* has band-shaped setation on the female frons, a very wide bare strip separating different portions of the eyes and setiform anntenae with a fringe-like row of setae medially. Genitalia not examined, male unknown, no fresh material.

4.3.2.8. ***Blepharicera dimorphops*** (Alexander, 1953) (Fig. 8a—c)

Blepharocera dimorphops Alexander, 1953, Bull. Brooklyn ent. Soc. 48: 101.

Material: male holotype and female allotype (each on a slide, No. 9451, in the Alexander collection, USNM): CHINA, Fukien, Ta-Chu-Lan, 4500', VI-25-'48 (Jós. Fu).

Male: wing-length 4.5 mm, venation typical. Eyes undivided, simple, only about 20 large ocelli in upper inner corner of eye, no suture. Antennae stout, first five segments about as long as wide, more distal segments successively more elongate. Segment 10 almost 1.5 times as long as wide, segment 15 elongate oval, at least twice as long as wide and almost twice as long as segment 14. Rostrum of male very short, much shorter than palpi. Palpus segments slender, segment 2 about twice, segments 3 and 4 about three times as long as wide, segment 5 about twice as long as segment 4, soft, whip-like. No tibial spurs, claws simple, very few hairs at their slightly enlarged bases.

Genitalia: torn, compare Fig. 8. Outer gonostyle deeply divided into two unequal lobes, hard dorsal one distinctly narrower and shorter than soft ventral lobe. Inner

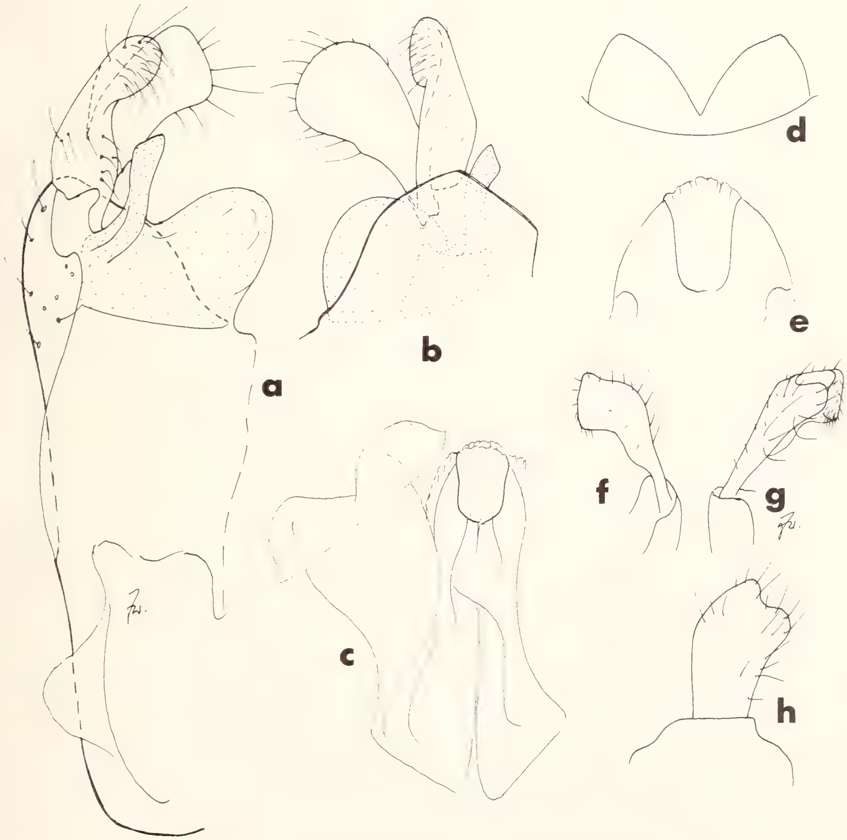


Fig. 8: *Blepharicera dimorphops*, male genitalia (from the type slide): right half of genitalia in oblique dorsal view, inner lobe of gonostyle in stippling; b, left gonostyle, seen from outside, flattened in preparation; c, tegmen, dorsally, with indication of attached sclerites and lobes of 10th tergite. *Blepharicera thurmanae*, male genitalia, from a syntype: 10th tergite lobes (d) and tip of tegmen (e) in dorsal view; right gonostyle in ventral (f), dorsal (g) and outer (h) views.

genital skeleton distorted, apparently similar to *B. fasciata*. Apex of tegmen damaged, apparently with shovel-like wide median part. Apical sclerotization forms no pronounced angles and no arrow-head pattern.

Female: wing-length 6.2 mm. Head very similar to *B. fasciata*, not distinctive. Palpi slender but last segment not whip-like, only 1.5 times as long as segment 4. Antennae slender, setiform, all flagellar segments distinctly longer than wide, segment 5 about twice as long as wide. Segment 14 about 4 times as long as wide, segment 15 about 2.3—2.7 times longer than segment 14, asymmetrical. Two very unequal, pale, smooth spurs on hind tibia, larger spur as long as tarsus wide. Setation at base of first tarsal segment dense but very short. Claws gently curved, 1—2 large hairs at base. Details of genitalia not recognizeable in preparation; spermathecae spherical, long coiled ducts sclerotized some distance from receptacles.

Notes: The dimorphic eyes resemble *B. fasciata*, of which the male gonostyle also reminds. The relatively larger dorsal outer gonostyle lobe, and the widened spermathecal duct of *B. fasciata* will permit distinction.

4.3.2.9. ***Blepharicera thurmanae*** (Alexander, 1953) (Figs. 8d—h)

Blepharocera thurmanae Alexander, 1953, Bull. Brooklyn ent. Soc. 46: 102.

Material: 5 ♂, 1 ♀ syntypes, Chiengmai, Thailand. (USNM); in alcohol, 1 ♂ cleared in KOH.

Small, male wings 3.5—3.8 mm. Male characters only distinctive in combination. Very small upper portion of eye, like *B. fasciata gynops*, tegmen also very similar. Outer gonostyle very narrow basally, quite wide apically, with distinct notch. Apex clearly curved posteriorad, distal edge of posterior lobe appearing to form a small, inwardly folded lobe. Cerci simple, not distinctive, resembling *B. asiatica*.

Female syntype lacks head and wings, genitalia not examined.

4.3.2.10. ***Blepharicera japonica*** (Kitakami, 1931) (Fig. 9)

Blepharocera japonica Kitakami, 1931, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. (B) 6: 103.

Material: 1 ♂, 1 P, 1 L4, from coll. Kitakami in USNM, no locality labels. 2 ♂ on slides, Japan, Honshu, Kurokawa-Echigo, R. Kanomatsu, 200 m, leg. K. Baba, Aug. 18-1954 and VII-10-55, respectively (Preparations 10006, Alexander coll., USNM). Numerous pharate adults, pupae and larvae, Yoshino R., Shiromine, SE of Kyoto, Aug. 1980 (P. Zwick).

Material identified by Kitakami served to identify this species, of which types were not available. In the absence of similar species in Japan this poses no problems. For a general description see Kitakami (1931).

B. japonica does not exhibit all characters listed above as typical of the genus. However, male genitalia are very similar to *B. fasciata* and its close relatives, suggesting missing structures are secondarily reduced in this very small species. For instance, both sexes have widely separate simple eyes and reduced frontal setae. Mandibles and hypopharynx reduced in both sexes, rostrum of male even shorter than of female. Palpus tips different between sexes. No appendage to mesocoxa noticed, but middle trochanter modified, at least in female (Fig. 9h).

Male genitalia: gonites and associated structures inverted, phallus rods and aedeagal tines very long. Tip of tegmen blunt, flat, with vestigial arrow-head-pattern

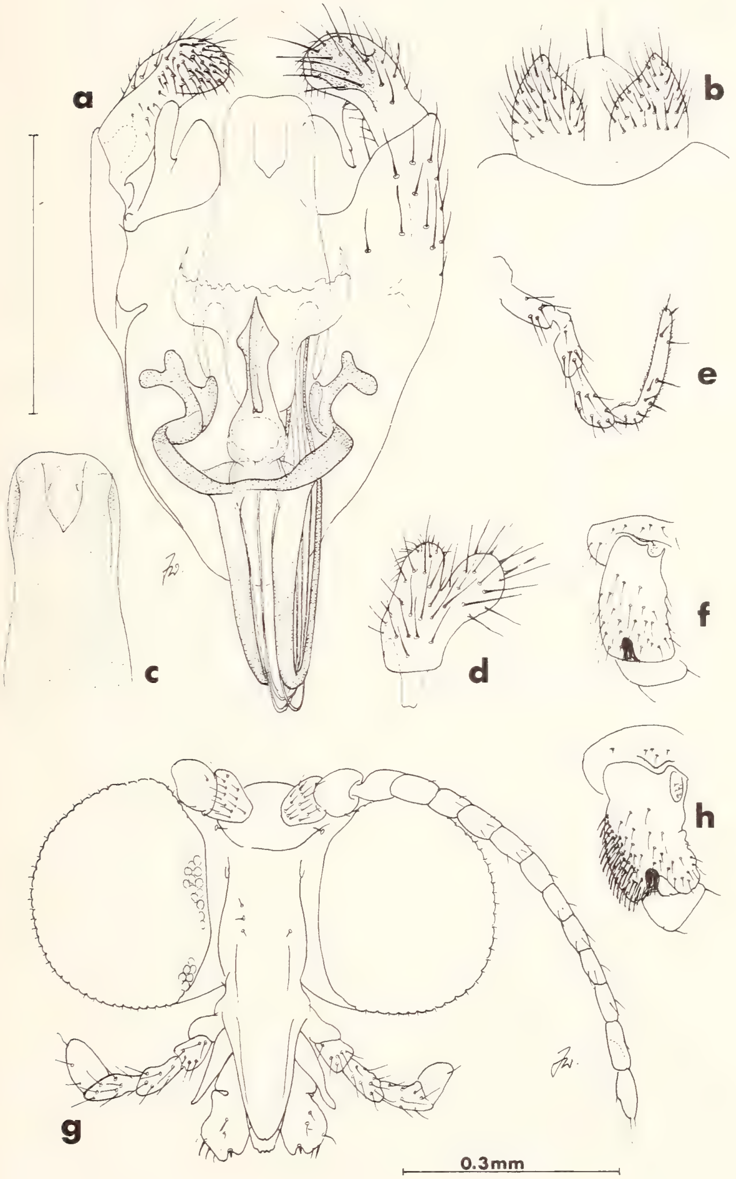


Fig. 9: *Blepharicera japonica*, male: genitalia in dorsal view (a), 10th tergite lobes (b) removed; c, tip of tegmen; d, outer view of right gonostyle; e, left maxillary palpus; f, left middle trochanter; female: g, head; h, left middle trochanter.

and raised median cuneiform portion. Inner gonostyle normal, with erect anterior process. Outer gonostyle bilobed, dorsal lobe rounded, blunt, setose, as usual; a little bit larger than soft ventral lobe which has a slightly irregular, somewhat angular contour. Cerci a little bit pointed in pharate specimens, separated by deep notch.

Female genitalia: very similar to *B. fasciata*. The only clear difference is that the slightly swollen distal portion of the spermathecal duct is not abruptly but gently narrowed towards the hyaline basal section.

4.3.2.11. *Blephariccra macropyga* sp. n. (Fig. 10)

Material: male holotype: CHINA, Hainan Id., Ta Han, VI-7-1935, A. L. Melander collection 1963. — Additional material: one possibly conspecific female with the same labels as the male (both USNM).

Wing-length 4.0 mm, generally similar to *B. fasciata*. Uniformly brownish, banding of abdomen indistinct. Legs slightly lighter, yellowish-brown. Facial setae and setae on scutellum blackish. Wing venation normal. Haltere long, brown. Male mouthparts reduced, as usual. Upper portion of eyes with large facets occupies about one third of total eye surface, separated from lower portion by narrow line. Female head similar to *B. fasciata*, except strong contrast between silvery white bare band below eyes and velvety black lower part of frons. Usual patch of frontal setae black. No tibial spurs in male, very unequal pale metatibial spurs in female. Basal setation on tarsal segment 1 strong, resembling spurs. Claws simple, similar to *B. fasciata*. Finger-shaped coxal process of middle leg well developed, also in male.

Male genitalia: sclerotization of genital capsule medially divided by a large soft keel, its outer edges sclerotized, band-like. Keel accomodates very long phallus rods and aedeagal tines forming an almost complete circle inside genitalia and projecting distinctly beyond apex of very slender tegmen. Cerci simple in dorsal view, tilted anteriorly. Sclerotized bands on their posterior face in frontal view forming two horn-like setose projections separated by circular notch, through which tegmen is seen. In side view, the same sclerotized bands form a flat trough with raised posterior edge, then curve down and eventually merge to form the tegmen; no deep subanal pouch. Tegmen almost parallel-sided, very long, small triangular tip hardly prominent in side view. Inner gonostyle a simple slender curved process. Outer gonostyle simple, medially inflexed and apically widened, undivided; remarkable for a strong medio-basal process beset with black warts.

Female genitalia resemble *B. fasciata*, no clear-cut distinctive characters.

Affinities: The simple inner gonostyle, the spoon-shaped, wart-bearing outer gonostyle, the complicated structure of the subanal pouch with its two setose processes, and the large ventral keel of the male genitalia are all exceptional. *B. macropyga* seems to represent the most derived branch of the highly evolved group with rotated genital sclerites, and not a separate phyletic line requiring a separate subgenus.

5. Genus *Neohapalothrix* Kitakami

Neohapalothrix Kitakami, 1938, Mem. Coll. Sci. Kyoto imp. Univ. (B) 14: 341; monotypic, type species: *N. kanii* Kitakami, 1938.

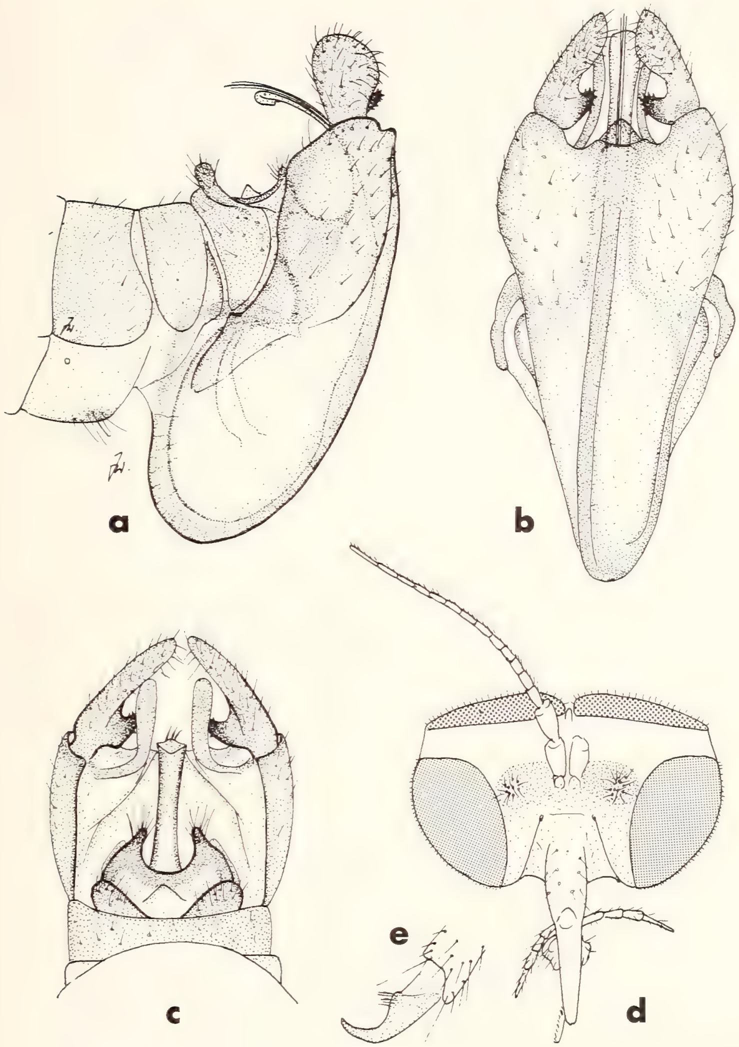


Fig. 10: *Blepharicera macropyga*, male genitalia in lateral, caudal, and dorsal views, respectively; female head (d) and claw of hindleg (e).

Asiobia Brodsky, 1954, Trudy zool. Inst. Akad. Nauk. USSR 15: 245; monotypic, type species: *A. acanthonympha* Brodsky, 1954. — New synonymy; *Neohapalothrix acanthonympha* (Brodsky), new combination.

Material studied: *N. manshukuensis*: 1 ♂, 1 ♀, Ost-Mandschurei, Er-dao-chei-'in-che, 21.—28. 8. 1951, Alin leg., Mannheims det.; gift of the late B. Mannheims from a series of specimens in his collection, ZFMK. — *N. acanthonympha*: several larvae and immature pupae from several streams in Primorye (coll. FESC). — *N. kanii*: 2 larvae, 1 pupa, no locality label (from coll. Kitakami in USNM).

Brodsky (1954) appears unaware of studies by Kitakami (1938) and Mannheims (1938). Illustrations (Kitakami 1938, Brodsky 1954) suggested the generic synonymy now confirmed. Semicircular terminal body division of larvae, displacement of dorsal proleg and ventral pseudopod into same plane (both resting on substratum), elongate anterior osmoregulatory gills, and mid-dorsal spines on pupae are distinctive. Males with remarkable tarsal modifications, undescribed for *N. kanii.*

By the derived wing venation (M_{3+4} absent, R_4 and R_5 largely fused, forming only an apical fork) *Neohapalothrix* seemed to belong to Paltostomatinae (Alexander 1958; Brodsky 1954; Kitakami 1950; Mannheims 1938), now ranked as tribe in the subfamily Blephariceriinae (Zwick 1977). However, *Neohapalothrix* probably belongs to the Blepharicerini (Zwick 1981). Larvae have two lateral appendages to abdominal segments; in *N. acanthonympha*, the large posterior one has a rough sole and can thereby be recognized as the normal ventral pseudopod, while the smaller anterior process corresponds to a dorsal proleg typical of tribe Blepharicerini. In the strongly flattened larvae of *N. kanii* both appendages are similar in size and structure.

Whether *N. manshukuensis* and *N. acanthonympha* are specifically distinct remains to be proven. Specimens of the former were compared to Brodsky's illustrations of the latter, but no differences noticed. The illustration of the right middle tarsus in Brodsky (1954) shows it in an oblique postero-lateral view from the outside. It agrees very well with the male of *N. manshukuensis* before me except what, in that illustration, next to figure 2, looks like a pale spine is in fact a soft flexible flagellum; the small black spine above it (Fig. 10/3 of Brodsky 1954) lacking in my specimen. The largely hollow segments 1 and 2 are staggeringly complex, but this is only apparent in full side view (Fig. 11).

6. Genus *Horaia* Tonnoir

Horaia Tonnoir, 1930, Rec. Indian Mus. 32: 193. Monotypic, type species: *H. montana* Tonnoir, 1930.
Manaliella Kaul, 1976, Orient. Ins. 10: 25. Monotypic, type-species: *M. manaliella* Kaul, 1976. — New synonymy.

Manaliella (in the tribe Apistomyiini) is based on a male holotype and a female allotype, both dissected from pupae. A larva without type status was associated with it. In the original description, *Manaliella* is said to differ from *Horaia* in wing venation and genitalia but differences are not explained and not apparent to me, except evident (hypoproct shown as part of male tergite 10) or probable (projecting apices of aedeagal tines not shown) inaccuracies in Kaul's figure. In the illustration of the *Manaliella* pupa the mesothorax is labelled as head, but otherwise it agrees with pupae of *Horaia* (Tonnoir 1930, 1932). No doubt the two genera are synonyms.

Unfortunately, no species of *Horaia* is adequately described. Species distinction in Apistomyiini requires accurate and detailed figures of genitalia, including details of tegmen, gonite, ventral bridge, aedeagus, sperm pump, etc. Therefore, the new species is a species inquirenda, it becomes *Horaia manaliella* (Kaul, 1976), new combination.

The presumed larvae of *H. manaliella* are evidently misassociated; Kaul's figures show dorsal prolegs distinctive of another tribe, Blepharicerini. This larva is certainly some *Philorus*, resembling *P. horai* (Tonnoir), *P. asiaticus* Brodsky, and some

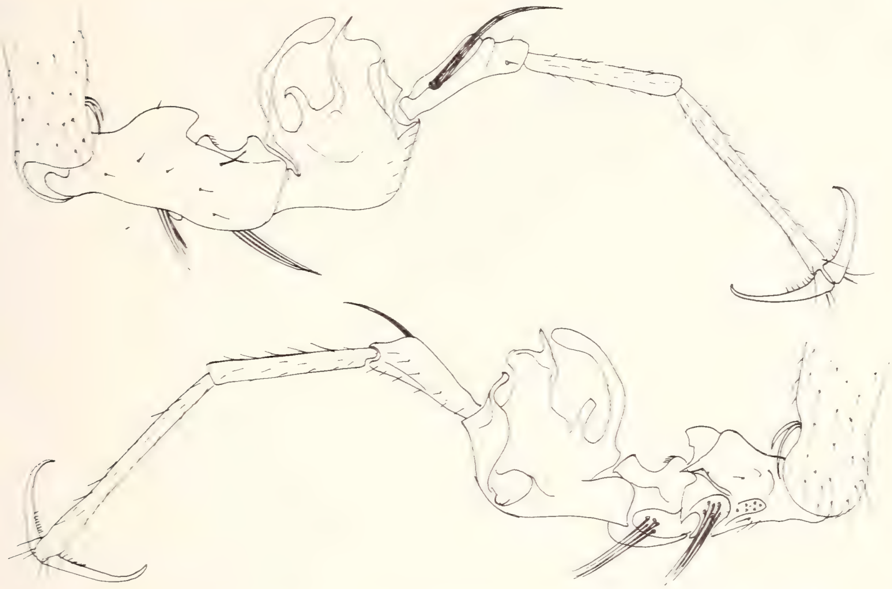


Fig. 11: *Neohapalothrix manshukuensis*, slide-mounted left middle tarsus of the male, from the outer (top) and inner (bottom) side.

unidentified larvae (Agharkar 1914) in the arrangement of dorsal spines; all are from the Northwestern Himalaya.

Acknowledgements

I would like to thank the curators of the housing institutions mentioned before for loan of specimens in their care. Special thanks are extended to Dr. S. Uchida, Tokyo, for the gift of a fine collection of Japanese Blephariceridae, and to Dr. J. Bishop (Adelaide) for his Malaysian material of the family; T. Pitsch (Berlin) also donated some specimens. Dr. K. Tanida (now Osaka) is thanked for help with field work in Japan. Dr. W. Arens, Bayreuth, kindly provided me with the scanning electron photographs of *B. pusilla*. Dr. F. Schmid (Ottawa) helped by providing unpublished information on several of his collecting sites in Pakistan; Dr. C. L. Hogue, Los Angeles, read my manuscript and made very helpful suggestions; his support is also gratefully acknowledged.

Zusammenfassung

Taxonomische und nomenklatorische Bemerkungen über holarktische Blephariceridae werden vorgelegt. Mehrere früher zu *Bibiocephala* Osten-Sacken bzw. *Dioptopsis* Enderlein gestellte asiatische Arten werden *Agathon* von Röder zugeordnet. Die Synonymie von *Amika* Kitakami mit *Bibiocephala* wird bestätigt. *Liponeura jezoensis* Matsumura ist Synonym von *Bibiocephala infuscata* Matsumura. *Parablepharocera* Kitakami wird als Synonym von *Blepharicera* Macquart unterdrückt. Mehrere *Blepharicera*-Arten werden redeskribiert, meist nach Typen; *B. pusilla* sp. n. (Malaysia), *B. tanidai* sp. n. (Japan) und *B. macropyga* sp. n. (China: Hainan) werden benannt. *B. tertia* Kaul wird unter *B. asiatica* Brodsky eingezogen. *B. alhnicola* Kaul und *B. rahlaea* Kaul sind unsichere Arten. *Asiobia* Brodsky ist neues Synonym von *Neohapalothrix* Kitakami, *N. acanthonympha* (Brodsky) (comb. n.) ist wahrscheinlich ein Synonym von *N. manshukuensis* (Mannheims). *Manaliella* Kaul wird mit *Horaia* Tonnoir synonymi-

siert. *Horaia manaliella* (Kaul) (comb. n.) ist eine unsichere Art; ursprünglich als ihre beschriebene Larven gehören einer anderen Tribus, wahrscheinlich einer *Philorus*-Art, an.

References

Agharkar, S. P. (1914): VIII. On a new species of Blepharocerid fly from Kashmir, together with a description of some larvae from the same locality. — Rec. Indian. Mus. 10: 159—164, pls. XVI, XVII.

Alexander, Ch. P. (1922): An undescribed net-winged midge from Japan. — Insecutor Inscit. menstr. 10: 21—23.

— (1924): Undescribed species of Nematocera from Japan. — Insecutor Inscit. menstr. 12 (4—6): 49—55.

— (1952): Undescribed species of nematocerous Diptera. Part I. — Bull. Brooklyn ent. Soc. 47: 91—94.

— (1953): Undescribed species of nematocerous Diptera. Part III. — Bull. Brooklyn ent. Soc. 48: 97—103.

— (1958): Geographical distribution of the net-winged midges (Blepharoceridae, Diptera). — Proc. 10th Int. Congr. Ent. 1 (1956): 813—828.

Arens, W. (1987): Vergleichende Untersuchungen zur Funktionsmorphologie der Mundwerkzeuge aufwuchsfressender Bergbachtiere — Adaptationen und Konvergenzen. — PhD-thesis, Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg, 360 pp.

Brodsky, K. (1930): Zur Kenntnis der Wirbellosenfauna der Bergströme Mittelasiens. III. Blepharoceridae. I. Imagines. — Zool. Anz. 90: 129—146.

— (1954): (Blepharoceridae (Diptera) of the Altai and South Primorye). — Trudi zool. Inst. Akad. Nauk SSSR 15: 229—256 (in Russian).

— (1972a): New species and changes in the status of previously described species of Middle Asiatic Blepharoceridae (Diptera). — Ent. Obozr. 51: 637—645 (in Russian; English Translation: Ent. Review 51: 384—389).

— (1972): *Asioreas* (gen. nov.) *altaica* (Brodsky) — Blepharoceridae from Mongolia. — Nacekomije Mongolii 1: 741—750 (in Russian).

— (1976): Mountain Torrent of the Tien Shan. An ecological-faunistical study. — Editions Nauka, Akad. Sci. USSR, Leningrad, 244 pp. (in Russian; an English translation appeared in 1980: Monogr. Biol. 39 (J. Illies ed.), Dr. W. Junk Publ., XII + 312 pp.).

Brunetti, E. (1911): New oriental Nemocera. — Rec. Indian Mus. 4: 259—316.

Edwards, F. W. (1933): Diptera Nematocera from Mount Kinabalu. — J. Federat. Malay States Mus. 17: 223—296.

Enderlein, G. (1937): Notizen zur Klassifikation der Blephariceriden (Diptera). — Mitt. dt. ent. Ges. 7 (1936): 42—43.

Furuya, Y. (1985): Blepharoceridae. — pp. 272—285 in: Kawai, T. (ed.): An Illustrated Book of Aquatic Insects of Japan. — Tokai University Press, Tokyo, VIII + 410 pp. (in Japanese).

Hogue, C. L. (1973): Family Blephariceridae. pp. 258—260 in: Delfinado, M. D. and Hardy, D. E. (eds): A catalog of the Diptera of the Oriental Region, 1.

— (1981): Blephariceridae. — pp. 191—197 in: McAlpine, J. F., B. V. Peterson, G. E. Shewell, H. J. Teskey, J. R. Vockeroth, & D. M. Wood (eds): Manual of Nearctic Diptera, 1, Res. Branch Agric. Can., Monogr. 27, VI + 606 pp.

— (1982): Revised status of net-winged midges of the genus *Bibiocephala* in North America based on a study of quantitative variation in the males (Diptera: Blephariceridae). — Contribs. Sci. 338: 1—16.

— (1987): Blephariceridae. — In: Griffiths, G. C. D. (ed.): Flies of the Nearctic Region 2 (4): 1—172.

— & I. Bedoya Ortiz (1989): The net-winged midge fauna (Diptera: Blephariceridae) of Antioquia Department, Colombia. — Contribs Sci. 413: 1—57.

— & T. Georgian (1986): Recent discoveries in the *Blepharicera tenuipes* group, including description of two new species from Appalachia (Diptera: Blephariceridae). — Contribs Sci. 377: 1—20.

Kaul, B. K. (1971): Torrenticole insects of the Himalaya V. Description of some new Diptera: Psychodidae and Blephariceridae. — Orient. Ins. 5: 401—434.

— (1976): Torrenticole insects of the Himalaya VII. A new genus of the Blepharoceridae (Diptera). — Orient. Ins. 10: 25—31.

— (1984): Description of a New Genus and Some New Species of Torrenticole Diptera of the Northwest Himalaya. — J. Bombay Nat. Hist. Soc. 81: 158—165.

Kitakami, S. (1931): The Blepharoceridae of Japan. — Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ., Ser. B. 6 (2): 53—108, pls. VIII—XVII.

— (1938): A new genus and species of Blepharoceridae from Japan. — Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ., Ser. B. 14 (2): 341—352, pls. XXI—XXIII.

— (1950): The revision of the Blepharoceridae of Japan and Adjacent Territories. — J. Kumamoto Women's Univ. 2: 15—80, pls. I—V.

Komárek, (1932): Blepharoceridae Jugoslaviae meridionalis. — Acta Soc. ent. Jugosl. 5—6 (1930—1932): 8—22.

— & A. Vimmer (1934): The larvae of the European Blepharoceridae (Diptera). — Ann. Biol. Lacustre 11: 63—77.

Lackschewitz, P. (1935): Blepharoceridae (Dipt.). In: Visser, Ph. C. and Visser-Hooft, J. (eds.): Wiss. Ergebn. Niederl. Exped. Karakorum angrenz. Geb. 1922, 1925, 1929/30 1: 391.

Macquart, J. M. (1843): Description d'un nouveau genre d'insectes diptères. — Annls. Soc. ent. France 1: 59—63, pl. 3.

Mannheims, B. J. (1935): Beiträge zur Biologie und Morphologie der Blepharoceriden (Dipt.). — Zool. Forsch. 2: 1—115, 69 pls.

— (1938): Über das Vorkommen der Gattung *Curupira* in Manschukuo nebst Beschreibung der Entwicklungsstadien zweier neuer Blepharoceriden aus Anatolien und Süd-Chile. — Arb. morph. taxon. Ent. 5 (4): 328—333.

Matsumura, S. (1916): Thousand insects of Japan. Addit. 2: 185—474 and some unnumbered pages, pls. XVI—XXV.

— (1931): Six thousand illustrated insects of Japan-Empire. Tokyo: i—iii, 23, 1497 + 191, 2, 6, 10 pls.

— (1932): New genera and species described in "6000 illustrated insects of Japan-Empire" by Prof. Dr. S. Matsumura. — Insecta Matsumurana 6: 199—200.

Osten-Sacken, C. R. (1874): Report on the Diptera collected by Lieut. W. L. Carpenter in Colorado during the summer 1873. — Rep. U. S. geol. Surv. Territ. 7 (1873): 545—566.

Röder, V. v. (1890): Zwei neue nordamerikanische Dipteren. — Wien ent. Ztg. 9: 230—232.

Schmid, F. (1958): Trichoptères du Pakistan. — Tijdschr. Ent. 101: 181—221, pls 8—12.

Stuckenberg (1970): Ergebnisse der österreichischen Neukaledonien-Expedition: The Blephariceridae (Diptera) of New Caledonia. — Ann. Natal Mus. 20: 217—256 (1969).

Tonnoir, A. L. (1930): Notes on Indian Blepharocerid larvae and pupae with remarks on the morphology of Blepharocerid larvae and pupae in general. — Rec. Indian Mus. 32: 161—214.

— (1931): Notes on some types of Indian Blepharoceridae. — Rec. Indian Mus. 32: 283—289.

— (1932): Notes on Indian Blepharoceridae III. — Rec. Indian Mus. 34: 269—275.

Westwood, J. O. (1842): Asthénie. *Asthenia.* Westwood. — Mag. Zool. Anat. comp. (Guérin's Magazin), 12, no. 94: 2 pp, pl. 94.

Zwick, P. (1968): Zur Kenntnis der Gattung *Dioptopsis* (Dipt., Blephariceridae) in Europa. — Mitt. schweiz. ent. Ges. 41: 253—265.

— (1977): Australian Blephariceridae. — Aust. J. Zool. Suppl. 46: 1—121.

— (1978): Beitrag zur Kenntnis europäischer Blephariceridae (Diptera). — Bonn. zool. Beitr. 29 (1—3): 241—266.

— (1981): 42 Blephariceridae. pp. 1185—1193 in: Keast, A. (ed.) Ecological Biogeography of Australia. — Monogr. Biol. 41.

Prof. Dr. P. Zwick, Limnologische Flußstation des Max-Planck-Instituts für Limnologie, Postfach 260, D-6407 Schlitz.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 3-4	S. 259—275	Bonn, Dezember 1990

Revision der paläarktischen Arten der Gattung *Algedonia* (Lepidoptera, Crambidae)

Wolfgang Speidel & Hubert Hanigk

Abstract. The Palaearctic species of the genus *Algedonia* are revised. The genus *Mutuuraia* is here reduced to subgeneric rank; two subgenera, *A. (Mutuuraia)* and *A. (Algedonia)* are recognised. Eleven nominal species are considered, of which four are recognised as valid, one is newly described and two are reduced to subspecies; four new combinations are established.

Key words. Lepidoptera, Crambidae, Pyraustinae, *Algedonia*, Palaearctics, taxonomy.

Einleitung

Die Gattung *Algedonia* ist mit vier Arten in der paläarktischen und mit einer weiteren Art in der nearktischen Region verbreitet. Die ersten Stände sind nur von einer einzigen Art, *Algedonia terrealis* (Treitschke 1829) bekannt. Bei der Bestimmung verschiedener Ausbeuten der Unterfamilie Pyraustinae aus der Paläarktis stellte sich heraus, daß die Gattung noch ganz ungenügend bekannt ist. So fanden sich hierher gehörende Arten zum Beispiel in den Gattungen *Microstega* Meyrick, 1890 (Rungs 1979, Gomez-Bustillo 1984) und *Pyrausta* Schrank, 1802 (Hampson 1899, Zerny 1932), die zu den Pyraustinae gehören, sowie in *Metasia* Guenee, 1854 (Wehrli 1925), *Sylepta* Hübner, 1825 (recte *Syllepte* Hübner, 1823) (Turati 1913) und *Pleuroptya* Meyrick, 1890 (Leraut 1980), welche zu den Spilomelinae gerechnet werden, ja sogar in *Pionea* Guenee, 1845 (Caradja 1928), die zu den Evergestinae zu zählen ist. Früher wurden die *Algedonia*-Arten häufig in die Gattungen *Botys* Latreille, 1802 (Treitschke 1829), *Pyralis* Linnaeus, 1758 (Hübner 1793) oder *Scopula* Schrank, 1802 (Curtis 1830, Zetterstedt 1840) eingeordnet. *Mutuuraia* Munroe, 1976 erhält in der vorliegenden Bearbeitung den Status einer Untergattung, da die Unterschiede zwischen *Algedonia* s. str. und *Mutuuraia* in den Genitalien nur geringfügig sind und weil eine hier neubeschriebene Art von *Algedonia* (*Mutuuraia*) in ihrer Genitalmorphologie recht weitgehend mit *Algedonia* s. str. übereinstimmt. Weil die einzelnen Taxa in verschiedene Gattungen und sogar Unterfamilien zerstreut waren, erscheint uns eine monographische Bearbeitung wichtig. Eine Monophylie von *Algedonia* — wie von uns abgegrenzt — wird durch komplizierte Sonderbildungen der Genitalorgane untermauert, die recht eindeutige Autapomorphien darstellen. Wir haben uns bei unserer Darstellung weitgehend an das bereits von Munroe & Mutuura (1969) für die Revision einiger ostpaläarktischer Pyraustinae-Gattungen verwendete Schema gehalten. Die Gattung und ihre in dieser Arbeit erwähnte Verwandtschaft gehört in die Unterfamilie Pyraustinae im Sinne von Minet (1982) und zu den Pyraustinae, Tribus Pyraustini im Sinne von Munroe (1976).

Für das untersuchte Material werden folgende Abkürzungen verwendet:
BMNH (British Museum, Natural History, London), LNK (Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe), MGAB (Muzeul de Istorie Naturala „Grigore Antipa", Bukarest), NHMW (Naturhistorisches Museum, Wien), TMAB (Termeszettudomanyi Muzeum Allatara, Budapest), und ZFMK (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn).

Umfang und Beziehungen der Gattung

Genus *Algedonia* Lederer, 1863: 363

Typus-Art: *Pyralis luctualis* Hübner, 1793 durch Monotypie.

Diagnose: Kopf: Fühler fadenförmig. Ocelli vorhanden. Labialpalpen etwa 2,5, grob beschuppt, an ihrer Unterseite weißlich, Endglied spitz zulaufend. Spiralrüssel gut entwickelt. Thorax: Beine weiß beschuppt. Vordertibie mit Epiphysis, Tibialspornschema 0-2-4, jedoch sind bei den Männchen die äußeren Mittelsporne der

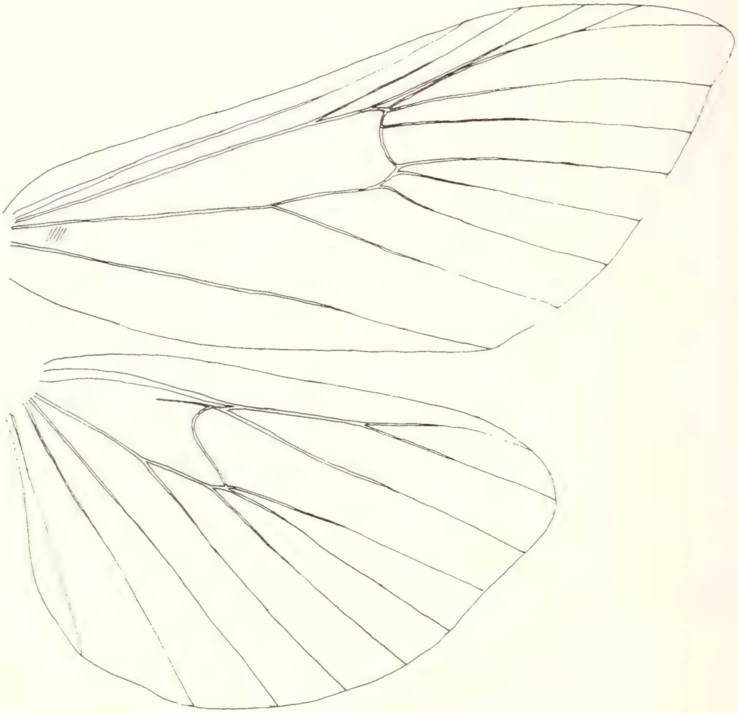


Abb. 1: Flügelgeäder von *Algedonia* (*Mutuuraia*) *terrealis terrealis* ♂, Mannheim-Sa., 25. 7. 41 (K. Müller).

Hintertibien stark reduziert. Das Flügelgeäder ist in Abb. 1 dargestellt. Im Vorderflügel ist R_2 frei, R_3 und R_4 sind gestielt, was ebenso auch bei den Gattungen *Phlyctaenia* Hübner, 1825 und *Anania* Hübner, 1823 auftritt. Bei den verwandten Gattungen *Eurrhypara* Hübner 1825 und *Perinephela* Hübner, 1825 sind hingegen die Adern R_2 bis R_4 zusammen gestielt, was Hampson, 1897 dazu verleitete, diese beiden Gattungen in die Unterfamilie Hydrocampinae, die heutigen Acentropinae, zu stellen. Im Hinterflügel sind M_2 und M_3 an ihrem Ursprung einander stark angenähert oder kommen sogar aus einem Punkt. Das Frenulum besteht beim Männchen aus einer starken Borste, beim Weibchen aus zwei schwächeren Borsten.

Abdomen: Männliches Genital: Uncus verhältnismäßig kurz und breit, mit einem Haarkranz. Valven breit, apikal gerundet. Clasper (Sella) mit zwei gebogenen Zinken (Fibulae) auf der einen Seite, auf der anderen Seite mit acht am Ende geknickten und gefransten winzigen Lamellarborsten. Ein Polster solcher Borsten wird von Marion (1954: 226) auch als Editum bezeichnet. Der Aedoeagus ist bei der Untergattung *Algedonia* distal in zwei Zipfel, bei der Untergattung *Mutuuraia* in drei Zipfel gespalten.

Weibliches Genital: Ovipositor mit verhältnismäßig kleinen beborsteten Analpapillen, Apophyses posteriores kurz, Apophyses anteriores etwas länger. Ostium sklerotisiert und breit. Ductus bursae mit einem sklerotisierten Band, das an der Ansatzstelle der Bursa copulatrix endet. Dieses Band trägt Dörnchen, die auf die Bursa hin gerichtet sind. Bursa mit einem rautenförmigen Signum und einem kleinen Anhangsack.

Verwandtschaft: *Algedonia* gehört in die dritte Gattungsgruppe Marions, da sie im männlichgen Genital ein Editum besitzt. Außerdem tritt an der Ansatzstelle des Ductus bursae eine sklerotisierte Struktur auf.

Bei der vergleichenden Diskussion der verwandten Gattungen wollen wir uns auf diejenigen beschränken, die diese Strukturen primär ebenfalls aufweisen. *Algedonia* am nächsten steht die Gattung *Phlyctaenia* Hübner, 1825, von der jedoch eine Art, *Phlyctaenia stachydalis* (Germar, 1822), vermutlich sekundär die sklerotisierte Struktur im Ductus bursae verloren hat. *Phlyctaenia* ist möglicherweise das Adelphotaxon von *Algedonia*, sie unterscheidet sich nur im männlichen Geschlecht durch fehlende bzw. anders gestaltete Anhänge der Clasper und die Zähnung des Sacculus, im weiblichen Geschlecht durch das eher kreuzförmige Signum und — soweit vorhanden — das lanzenförmig an der Bursa endende Chitinband im Ductus bursae. Ebenfalls nahe stehen die ostpaläarktischen Gattungen *Demobotys* Munroe & Mutuura, 1969 und *Anamalaia* Munroe & Mutuura, 1969, die sich jedoch im männlichen Genital durch einen deutlich verlängerten Anellifer unterscheiden und im weiblichen Genital ein verkürztes Chitinband im Ductus bursae aufweisen. Auch *Sclerocona* Meyrick, 1890 (vgl. Biebinger & Speidel 1982, 1983), *Coclebotys* Munroe & Mutuura, 1969 und *Sinibotys* Munroe & Mutuura, 1969 stehen sehr nahe, besitzen aber andersartige Anhänge der Clasper und im weiblichen Geschlecht ebenfalls ein verkürztes Chitinband im Ductus bursae. *Perinephela* Hübner, 1825 unterscheidet sich dadurch, daß im Vorderflügel R_2 mit R_{3-4} gestielt ist. *Eurrhypara* Hübner, 1825, die im Vorderflügelgeäder mit *Perinephela* übereinstimmt, weicht darüber hinaus noch durch einen kräftigen Zahn am Ventralrand der Valven ab.

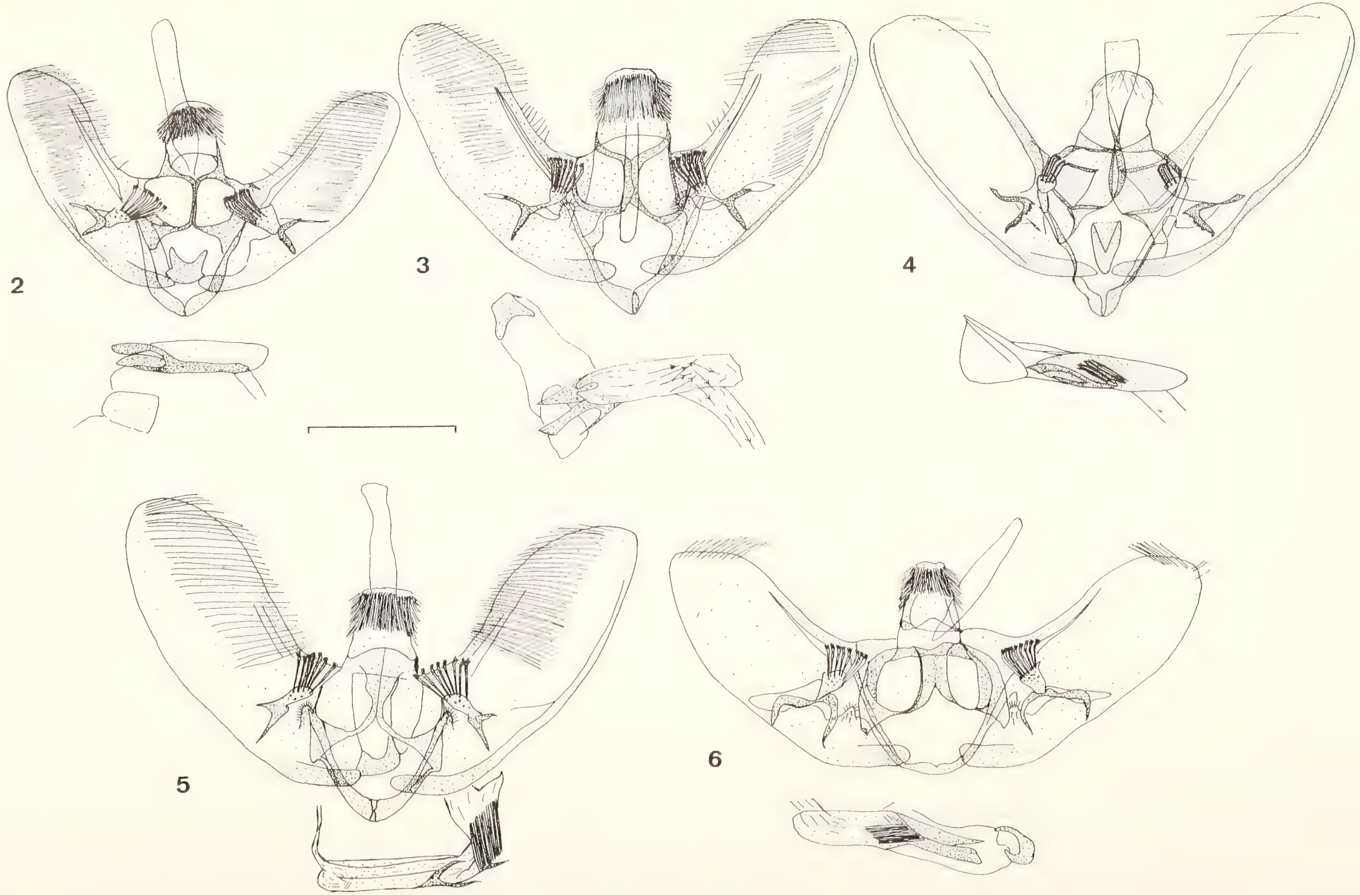


Abb. 2—6: Männliches Genital. 2: *Algedonia (Mutuuraia) oberthuri oberthuri*, Aritzo, Sardinien, 27. 7. 36 (H. G. Amsel); 3: *A. (Mutuuraia) terrealis reisseri*, Sierra Alfacar, 1500 m, Andalusien, 31. 7. 27 (H. Reisser); 4: *A. (Mutuuraia) luteorubralis*, West Tien-mu-shan, Chekiang, China, 22. 4. 32 (H. Höne); 5: *A. (Mutuuraia) shafferi* sp. n., Gulmurg (Gulmarg, Kashmir), July; 6: *A. (Algedonia) luctualis*, Silesia (Coll. Reutti). Maßstab = 1 mm.

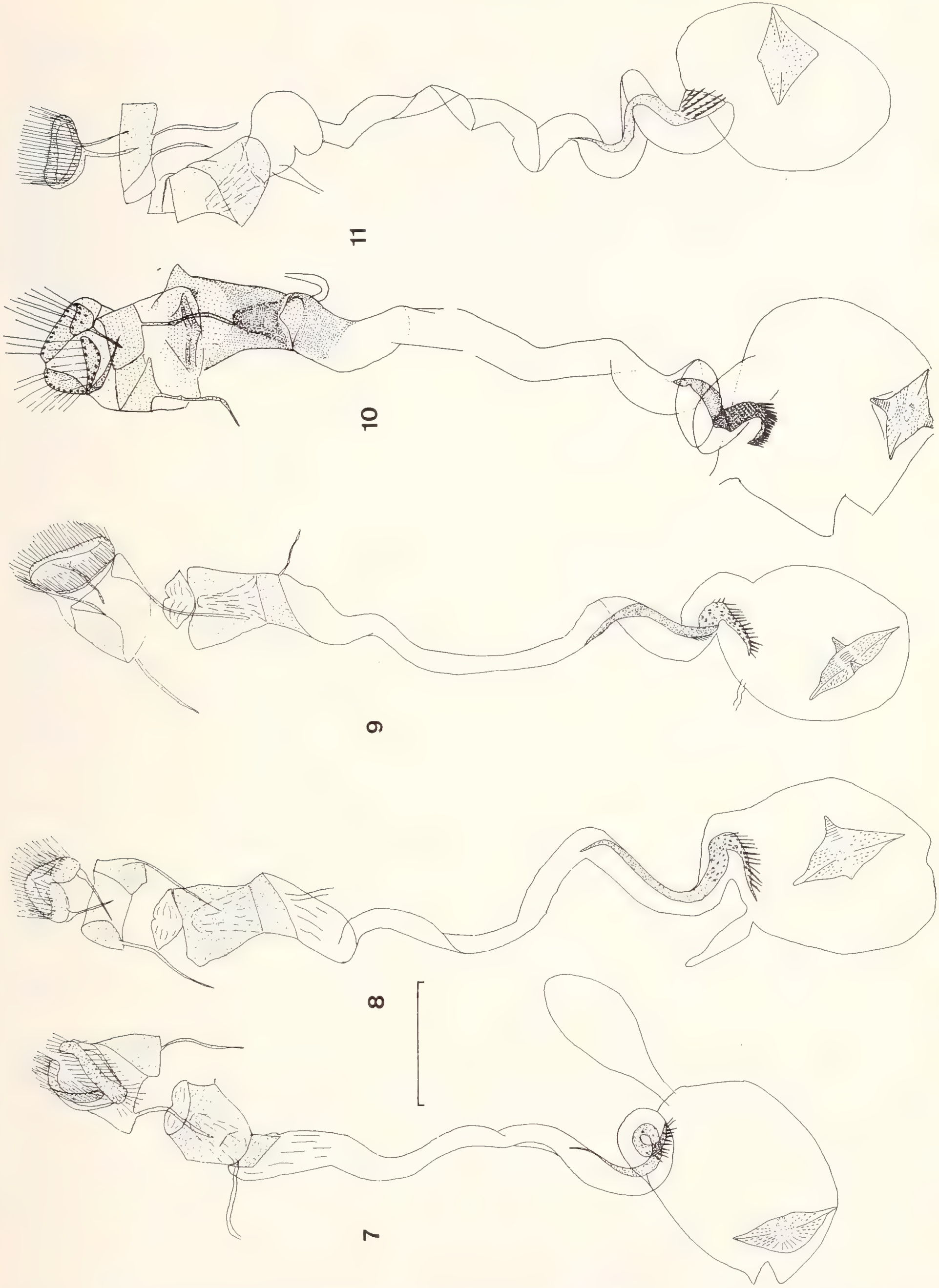


Abb. 7—11: Weibliches Genital. 7: *Algedonia* (*Mutuuraia*) *oberthuri corsicalis*, Korsika, Holotypus; 8: *A.* (*Mutuuraia*) *terrealis terrealis*, 'Spalato, 1862' (Coll. Mann); 9: *A.* (*Mutuuraia*) *luteorubralis*, Tapaishan im Tsinling, S-Shensi, ca 1700 m, China, 10. 8. 36 (H. Höne); 10: *A.* (*Mutuuraia*) *shafferi* sp. n., Dunga Gali, 2100 m, NW-Frontier, N-Pakistan, 1. 8. 79 (W. Thomas); 11: *A.* (*Algedonia*) *luctualis*, Rohrwald, Austria inf., 5. 6. 04 (Dr. Schima). Maßstab = 1 mm.

Beschreibung der Taxa

Subgenus *Mutuuraia* Munroe, 1976: 34

Typus-Art: *Botys terrealis* Treitschke, 1829 durch Originaldesignation.

Diagnose: Falter von brauner bis grauer Farbe, mit dunkler, häufig gezähnter Proximal- und Distalbinde.

Männliches Genital: Aedoeagus in drei Zipfel auslaufend. Juxta höher als bei der Untergattung *Algedonia.*

Weibliches Genital: Das sklerotisierte Band im Ductus bursae endet an der Ansatzstelle der Bursa spitz. Die Dornen, die an diesem Band befestigt sind, sind wesentlich kürzer als bei der Untergattung *Algedonia* und ohne Widerhaken.

Bestimmungstabelle der Arten:

1. Grundfarbe hellgrau, mit breiten und kräftigen Binden im Vorderflügel, nur auf Sardinien und Korsika .... *oberthuri*

— Grundfarbe dunkelgrau, mit teilweise rötlicher oder gelblicher Tönung, Binden schmal und mehr oder weniger deutlich 2

2. Grundfarbe stets grau, Vorderflügel mit undeutlicher, gezähnter Distalbinde, Apex zugespitzt, nur in Kaschmir und Pakistan .... *shafferi*

— Graue Grundfarbe teilweise mit rötlicher oder gelblicher Tönung, Vorderflügel mit deutlicher, nahezu oder ganz ungezähnter Distalbinde, Apex stumpf 3

3. Vorderflügel grau bis gelbgrau, Aedoeagus im ♂ Genital mit schwächerem Cornuti-Bündel .... *terrealis*

— Vorderflügel rötlichgrau, Aedoeagus im ♂ Genital mit kräftigerem Cornuti-Bündel, ausschließlich ostpaläarktisch .... *luteorubralis*

Algedonia (Mutuuraia) oberthuri (Turati) comb. n.

Sylepta oberthuri Turati, 1913: 348, pl. B, fig. 32. — Neotypus ♂, hier festgelegt: Aritzo, 27. 7. 1936, Sardegna, H. G. Amsel; ex coll. H. G. Amsel; G. U. 1245 ♂ A. Biebinger; *Aldegonia* (*Mutuuraia*) *oberthuri oberthuri* (Turati), det. Speidel & Hanigk, 81; Neotypus ♂ *Sylepta oberthuri* Turati, 1913, sel. W. Speidel, 1990. LNK. 3 ehemalige Syntypen ♂: Sardinia, Gennargentu, Aritzo, VII., VII. und 5. IX. Geo. C. Krüger, jetzt BMNH, wurden schon, als sie sich noch in der Coll. Turati befanden, durch Fraß ganz zerstört [M. Shaffer, brieflich]. — Locus typicus: Sardinien, Monte Gennargentu: Aritzo.

Sylepta oberthuri auct. Lapsus calami.

Pionea corsicalis Caradja, 1928: 290. — Holotypus ♀: *Corsica*; *Pionea corsicalis* Car., Type; Holotype *Pionea corsicalis* Car., ♀; Romania, Muzeul Ist. Nat. "Gr. Antipa"; Gu 1243 ♀ A. Biebinger; *Algedonia* (*Mutuuraia*) *oberthuri corsicalis* (Caradja); det. Speidel & Hanigk, 81. MGAB. — Locus typicus: Korsika.

Diagnose (Untersucht 3 ♂, 4 ♀): Expansion 23 (♂) bis 25 (♀) mm. Hellgrau mit gelblichem Ton, dem Außenrand zu verdunkelt. Zeichnungselemente dunkelgrau. Proximalbinde breit, deutlich. Ringmakel punktförmig, Diskoidalfleck oval und Distalbinde breit, gezähnt, sich auf dem Hinterflügel fortsetzend und dort mit einem Zahn nahe dem Analwinkel. Randlinie schmal und schwach, doppelt, Zwischenraum hell. Fransen grau.

Männliches Genital (Abb. 2) (Untersucht 2 ♂ von ssp. *corsicalis* und 1 ♂ von ssp. *oberthuri*): Clasper mit zwei gleichlangen Zinken, die so stehen, daß sie zusammen ein V bilden. Aedoeagus ohne Cornuti-Bündel und in drei Zipfel auslaufend, die alle mehr oder weniger abgerundet enden.

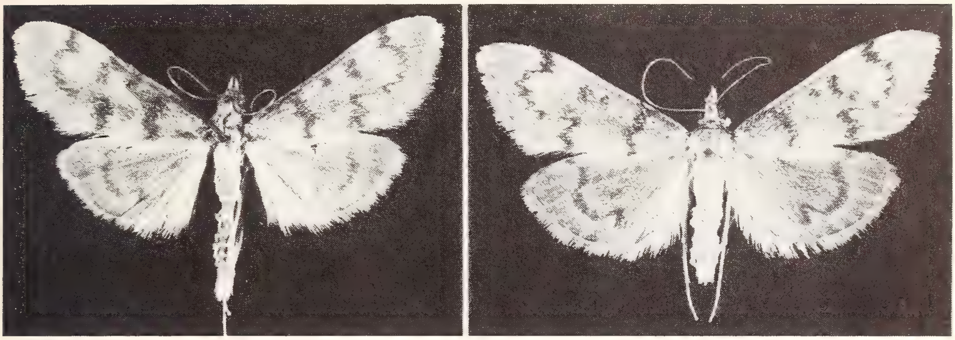


Abb. 12—13. Links: *Algedonia* (*Mutuuraia*) *oberthuri corsicalis* ♂, 'Corse, 200 m, Monte d'Oro, 15. VII. 29, Dr. Schawerda/ex. coll. H. G. Amsel', LNK, 24 mm. Rechts: *A.* (*M.*) *o. oberthuri* ♀, 'Z-Sardinien, Prov. Nuoro, Mt. Gennargentu, Weggabelung bei Desulo-Mt. Spada, W. Speidel leg., 21. 8. 1979', LNK, 24 mm.

Weibliches Genital (Abb. 7) (Untersucht 1 ♀ von ssp. *corsicalis* und 1 ♀ von ssp. *oberthuri*): Das sklerotisierte Band im Ductus läuft zur Bursa hin ganz spitz zu und ist verhältnismäßig schwach ausgebildet. Das Signum in der Bursa ist flach, abgerundet, nur in zwei deutliche Spitzen ausgezogen. Die beiden Spitzen sind durch eine Rille verbunden, die in der Mitte breit unterbrochen ist.

Erste Stände unbekannt. Flugzeit: VII bis IX.

Die Art bildet zwei geographische Unterarten, von denen die eine Gebirgsgegenden Korsikas, die andere das Gennargentu-Gebirge in Zentral-Sardinien bewohnt. Beide Unterarten stimmen in der Genitalmorphologie überein, weisen aber geringfügige Unterschiede im Habitus auf, die jedoch nur anhand von sehr kleinen Serien auf Konstanz geprüft werden konnten.

Algedonia oberthuri oberthuri (Turati)

Diagnose (Untersucht 1 ♂, 3 ♀): Durchschnittlich kleiner und dunkler als die folgende Unterart.

Fundorte: Sardinien: Prov. Nuoro: Mt. Gennargentu: Weggabelung bei Desulo-Monte Spada (Speidel, LNK), Aritzo (Amsel, LNK), Gardoni (Hartig).

Algedonia oberthuri corsicalis (Caradja) comb. n., stat. n.

Diagnose (Untersucht 2 ♂, 1 ♀): Durchschnittlich etwas größer und in der Färbung heller als typische *oberthuri.*

Fundorte: Korsika: Monte d'Oro, 1800 und 2000 m (Schawerda, LNK). Wehrli (1925: 3) erwähnt die Art als *Metasia oberthuri* vom Col Vizzavona.

Algedonia (Mutuuraia) terrealis (Treitschke)

Botys terrealis Treitschke, 1829: 110. — Lectotypus ♂: Treits 2960; Lectotypus ♂ *Botys terrealis* Tr., sel. Speidel & Hanigk, 1981. TMAB. Paralectotypus ♂: Treits 2960; Paralectotypus ♂ *Botys terrealis* Tr., sel. Speidel & Hanigk, 1981. TMAB. Paralectotypus ♀: Treits 2960; Paralectotypus ♀ *Botys terrealis* Tr., sel. Speidel & Hanigk, 1981. TMAB. — Locus typicus: Dalmatien.

Scopula borealis Curtis, 1830: pl. 312 (Raupe). — Typenmaterial: Die Art ist nach einer gut kenntlichen Raupe beschrieben und abgebildet. Falls diese erhalten ist, könnte sie sich im Melbourne Museum, Australien, befinden [M. Shaffer, in litt.]. — Locus typicus: Schottland: Oban. — Die Tafellegende enthält nur die Angabe der Futterpflanze, Erscheinungszeit und Fundort. Das Taxon ist nach seiner Originalbeschreibung eindeutig zu erkennen und zur vorliegenden Art zu stellen.

Scopula pinetalis Zetterstedt, 1840: 970. — Lectotypus ♀: *S. pinetalis* Zett. ♂, Muonion; 1989 343; Lectotypus ♀ *Scopula pinetalis* Zetterstedt, 1840, sel. W. Speidel 1989. Paralectotypus ♀: 1989 344; Paralectotypus ♀ *Scopula pinetalis* Zetterstedt, sel. W. Speidel 1989 [Ohne Abdomen und rechten Vorderflügel]. Entomologisches Museum der Universität Lund. — Locus typicus: Finnisch Lappland: Muonio.

Pyrausta reisseri Zerny, 1932: 41. syn. n. — Lectotypus ♂: Xauen-A'faska, 1350 m, Mauretania, 20. VI., 1931, Coll. H. Reisser, Wien; *Pyrausta Reisseri* Zerny Type ♂. NHMW. Allolectotypus ♀: Xauen-A'fasca, 1350 m, Mauretania, 20. VI., 1931, Coll. H. Reisser, Wien; *Pyrausta Reisseri* Zerny Type ♀; GU 1101 A. Biebinger; ♀. NHMW. Paralectotypus ♂: Xauen-Izilan, 1700 m, Mauretania, 6. 6. 1931, Coll. H. Reisser, Wien; *Pyrausta Reisseri* Zerny; GU 1097 A. Biebinger; ♂. NHMW. Lecto-, Allolecto- und Paralectotypus werden hier festgelegt. — Locus typicus: Marokko, Rif-Gebirge: Xauen-A'fasca, 1350 m und Xauen-Izilan, 1700 m.

Diagnose (Untersucht 127 ♂, 78 ♀): Expansion 20 (♂) bis 29 (♀) mm. Vorderflügel nicht so zugespitzt wie bei *Algedonia shafferi* n. sp. Grundfarbe grau oder gelbgrau, ohne rötlichen Ton wie bei *Algedonia luteorubralis*. Zeichnung dunkler als die Grundfarbe. Proximalbinde undeutlich. Ringmakel und strichförmiger Diskoidalfleck vorhanden. Distalbinde wie die von *Algedonia luteorubralis* relativ deutlich, nahezu oder ganz ungezähnt (undeutlich und gezähnt bei *Algedonia shafferi* n. sp.). Die Distalbinde setzt sich auf dem Hinterflügel fort und bildet vor dem Analwinkel ein kleines Zähnchen. Fransen der Vorderflügel grau, die der Hinterflügel weißlich.

Männliches Genital (Abb. 3) (Untersucht 5 ♂ von ssp. *reisseri* und 4 ♂ von ssp. *terrealis*): Clasper mit zwei gleichlangen Zinken, die so stehen, daß sie zusammen ein V bilden. Aedoeagus mit schwachem Cornuti-Bündel, in drei Zipfeln endend. Diese drei Zipfel immer von einer ganz konstanten Ausprägung, die aber je nach Einbettung im Präparat nicht erkennbar ist. Zwei Zipfel laufen spitz zu, während der längste schräg abgeschnitten ist. Die Schnittkante ist sehr fein gezähnt.

Weibliches Genital (Abb. 8) (Untersucht 1 ♀ von ssp. *reisseri* und 3 ♀ von ssp. *terrealis*): Das sklerotisierte Band im Ductus läuft zur Bursa hin spitz aus und ist kräftiger als bei *Algedonia oberthuri*. Signum der Bursa rautenförmig; die Ecken der Raute sind alle in deutliche Spitzen ausgezogen. Die kürzere Diagonale ist hier wesentlich kürzer als bei *Algedonia shafferi* n. sp. Deshalb erscheint das Signum vergleichsweise niedrig. Die längere Diagonale ist durch eine Rille markiert, die in der Mitte ein kurzes Stück weit verschwindet.

Erste Stände und Ökologie: Flugzeit IV bis IX. Die Beschreibung der Raupe erfolgt nach Fischer (1840: 214) und Freyer (1845: 123). Danach ist der Kopf bräunlich, das Nackenschild grünlich, beide braun gefleckt. Brustfüße bräunlich. Farbe variabel, von gelblichweiß bis bläulichgrün und sogar rosenrot. Rückenlinie und einige schwache Seitenlinien deutlich dunkler hellgrün. Die Raupe lebt in den Blütenköpfen von *Solidago virgaurea*. L. (Gemeine Goldrute), nach Caradja (1899: 176) auch an der Blattunterseite. Schütze (1933: 180) zitiert eine Angabe Sorhagens, wonach die Raupe auch an *Aster amellus* L. (Bergaster) und *Aster bellidiastrum* (L.) Scop. (Alpen-Maßlieb) leben soll. Vermutlich werden auch die inzwischen eingeschleppten *Solidago*-Arten befallen. Die Raupe spinnt im Herbst ein weißes, seidenartiges Gewebe, in dem sie überwintert und sich im Frühjahr verpuppt. Die Puppe wird als lang, schlank und honiggelb beschrieben. Eine farbige Abbildung von Raupe und Puppe findet sich bei Freyer (1845, pl. 456).

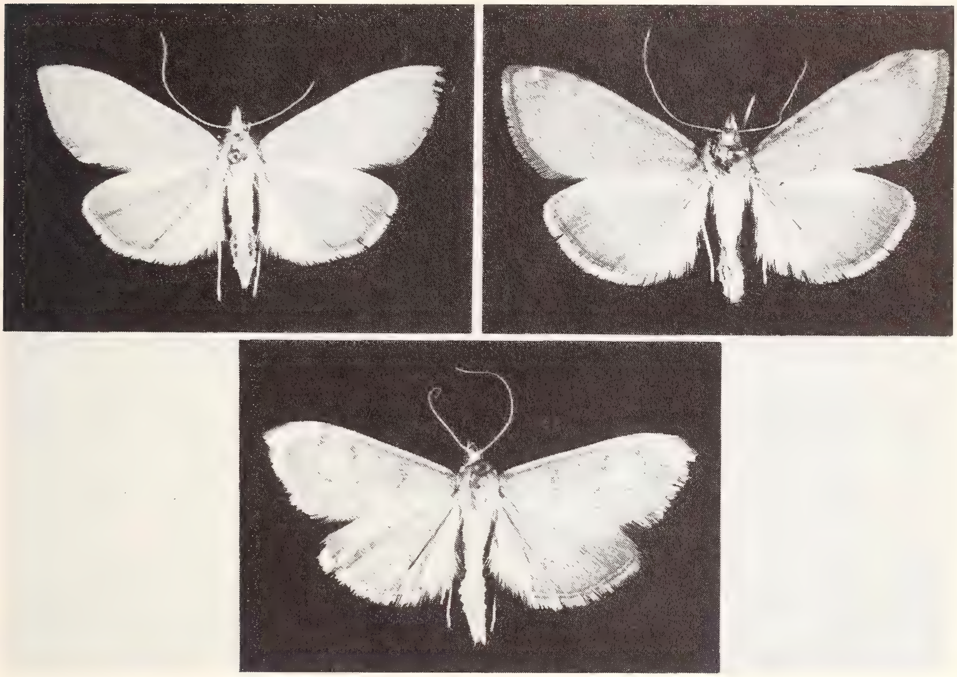


Abb. 14—16. Links: *Algedonia* (*Mutuuraia*) *terrealis terrealis* ♂, 'Karlsruhe, Baden, L., 3. 5. 46, Gremminger/ex. coll. Gremminger', LNK, 26 mm. Rechts: ♀, 'Weinheim, Bergstr., 28. 5. 35, Herm. Lienig/ex coll. Lienig', LNK, 28 mm. Unten Mitte: *A.* (*M.*) *t. reisseri* ♂, 'S. Gredos, Garg. Pozas, Cast., 1900 m, 11. VII. 1934, Coll. H. Reisser, Wien/ex coll. H. G. Amsel', LNK, 25 mm.

Anmerkung: Die nordamerikanische *Algedonia* (*Mutuuraia*) *mysippusalis* (Walker), die nicht untersucht wurde, steht der vorliegenden Art sehr nahe. Ein spezifischer Unterschied besteht jedoch nach Munroe (1976) im Aedoeagus, dessen beide Fortsätze bei der nordamerikanischen Art etwa gleich lang sein sollen, während bei der europäischen der schmälere bedeutend kürzer als der breitere ist. Die Art gliedert sich in zwei geographische Unterarten, die sich nur äußerlich, nicht in den Genitalien unterscheiden.

Algedonia terrealis terrealis (Treitschke)

Botys terrealis Treitschke, 1829
Scopula borealis Curtis, 1830
Scopula pinetalis Zetterstedt, 1840

Diagnose (Untersucht 115 ♂, 77 ♀): Grundfärbung rein grau, niemals gelblich.

Verbreitung: Die Unterart ist durch ganz Europa mit Ausnahme der Iberischen Halbinsel verbreitet, wo sie durch die folgende Unterart ersetzt wird. Sie fehlt auf den Mittelmeerinseln Sardinien, Korsika und Kreta. Im Norden reicht sie in Großbritannien bis Süd-Schottland (Beirne 1952: 150), für Meldungen aus Irland fehlt seit Beirne (1952) die Bestätigung. In Norwegen reicht sie bis zum südlichen Nordland (Opheim 1975: 10—11), in Schweden bis Lycksele und Lule-Lappmark (Benander 1946: 12, 13) und in Finnland bis Inarin Lappi und Enontekiön Lappi (Kyrki 1978: 61). Ihre südliche Grenze in Europa erreicht sie in Sizilien (Mariani 1943: 130). Aus Griechenland ist sie bisher nicht bekannt geworden. In Asien ist die Art von Anatolien und dem Kaukasus bis Japan verbreitet. Es liegt auch Material aus Ladakh in Indien vor, und angeblich soll sie auch in Sichuan: Tatsienlu vorkommen (Caradja 1927: 416).

Von folgenden Fundorten lagen Falter vor: Dänemark: Sjaelland: Naestved (Karsholt); BRD: Niedersachsen: Wolfenbüttel (Hoffm.); Nordrhein-Westfalen: Bonn (Höne); Hessen: Frankfurt/Main; Malchen/Bergstraße (Andres); Rheinland: Ahrgebirge (Froitzheim); Mayschoß, Ahr (Forst); Pfalz: Altenbamberg (R. Roesler); Remigiusburg bei Kusel (R. Roesler); Grünstadt; Neustadt (R. Roesler); Baden: Mannheim-Friedrichsfeld (Coll. Reutti, LNK); Mannheim (Ellinger), Weinheim (Lienig); Weinheim-Lützelsachsen (Lienig); Sandhausen; Karlsruhe (Gremminger); Karlsruhe-Durlach (Coll. Reutti, LNK & Gremminger); Ettlingen (Coll. Meess, LNK); Bietigheim bei Rastatt (Speidel); Seebach (Hornisgrinde) (Herrmann & Speidel); Hinterzarten (Coll. Reutti, LNK); Freiburg (Coll. Reutti, LNK); Kaiserstuhl, Badberg (Coll. Dold, Freiburg); Württemberg: Wertheim (Coll. Reutti, LNK); Marbach (Süssner); Markgröningen (Rotenacker) (Wörz); Bayern: Fürth (Stadtpark) (Schiller); Regensburg (Coll. Frey); München (Coll. Türkheim, LNK); Kochel (Obb.), 600 und 700 m (Wagner); Magdeburg: Stassfurt (Soffner); Gera: Bad Blankenburg (Schiefer und Muschelkalk) (Steuer); Frankreich: Pyrenees-Orientales: Vernet-les-Bains (R. Henriot); Alpes-de-Haute-Provence: Digne; Col d'Allos, Station des Agneliers, ca. 1700 m (Hallwachs & Speidel); Haut-Rhin: Colmar, Niedermorschwihr (Speidel & Hallwachs); Schweiz: Bern: Sigriswil, 800 m (Schmidt); Wallis: Zermatt, 1700 m (Amsel); Graubünden: Bergün; Italien: Liguria: Varazze (Sielmann); Piemonte: Bannio (Valle Anzasca); Piedicavallo, 1100 m (Alpi Biellesi) (Della-Beffa); Col del Croso, 1200 m (Alpi Biellesi) (Della-Beffa); Frera (Orco-Tal) (R. Roesler); Trentino-Alto Adige: Gomagoi, Stilfser Joch (Amsel); San Valentino alla Muta (Valle Varesta) (Rocca); Naturno (Naturns), 700 m (Popp); Naturno, Ladurn, Schnalstal, 800 m (R. Roesler); Meran (Sielmann); Veneto: Verona, Cancello (Centolari); San Vigilio, 1195 m (Valle di Marebbe) (Rocca); Carnja: Forni di Sopra, 900 m (Della-Beffa); Campania: Napoli (Neapel); Österreich: Tirol: Zaunhof, 1500 m (Bettag); Mittelberg, 2000 m (Bettag); Sölden, Zwieselstein, 1400 m (Süssner); Steiermark: Grubberg/Stainz; Jugoslawien: Slovenija: Raibl (Coll. Zeller, BMNH); Dalmatia; Croatia: Split (Spalato) (Coll. Mann, NHMW); UdSSR: Latvijskaja S. S. R.: Livonia (Lienig); Rossijskaja S. F. S. R.: Leningrad (St. Petersburg); Cerkessk: Teberda, Tourbasa, 1300 m (NW Kaukasus) (Eichler). Indien: J & K Ladakh: Fatu-la-Paß, 3800 m (Thomas).

Leider liegt kein Material aus den östlichen Gebieten der UdSSR, China, Japan und der Türkei vor. In der Literatur sind folgende Fundorte genannt: Kirov (Vjatka: Krulikovsky 1909: 195), Sejmonowsk (Caradja 1916: 34) sowie Minusinsk (Minussinsk) (Filipjev 1927: 7). Türkei: Bursa (Brussa: Mann 1862: 386). Die Abbildung bei Inoue et al. (1982, pl. 42, fig. 51) stellt ein Männchen dar, das vermutlich zur vorliegenden Art gehört. Sie wäre danach also bis nach Japan verbreitet und käme neben *A. luteorubralis* (Caradja) vor. Caradja (1927: 416) meldet die Art auch aus China: Sichuan: Tatsienlu.

Algedonia (Mutuuraia) terrealis reisseri (Zerny) comb. n., stat. n.

Pyrausta reisseri Zerny, 1932

Diagnose (Untersucht 12 ♂, 1 ♀): Die Falter zeichnen sich gegenüber der Nominatunterart durch einen intensiveren gelben Farbton aus.

Fundorte: Spanien: Zaragoza: Sierra Moncayo; Teruel: Albarracin (Zerny); Cuenca (Seebold 1898: 295); Avila: Sierra de Gredos, Risco Moreno, 2350 m (Sattler); Sierra de Gredos: Garg. Pozas, 1400 m (Reisser); Almeria: Velez Rubio bei Almeria (Vartian); Andalusien: Sierra Alfacar, 1500 m (Reisser); Marokko: Rif: Xauen-A'faska, 1350 m, Xauen-Izilan, 1700 m (Reisser).

Die Unterart scheint nur in größeren Höhen aufzutreten (ab etwa 1350 m), ihre Flugzeit liegt zwischen VI und VII.

Anmerkung: Diese Unterart wird bei Rungs (1972: 172) als eigene Art *Microstega reisseri* geführt, ebenso von Gomez-Bustillo (1984: 312). Letzterer listet die Art *terrealis* richtig in der Gattung *Mutuuraia* auf. Es ist möglich, daß in Nordspanien auch Populationen der echten *Algedonia t. terrealis* oder Mischpopulationen auftreten.

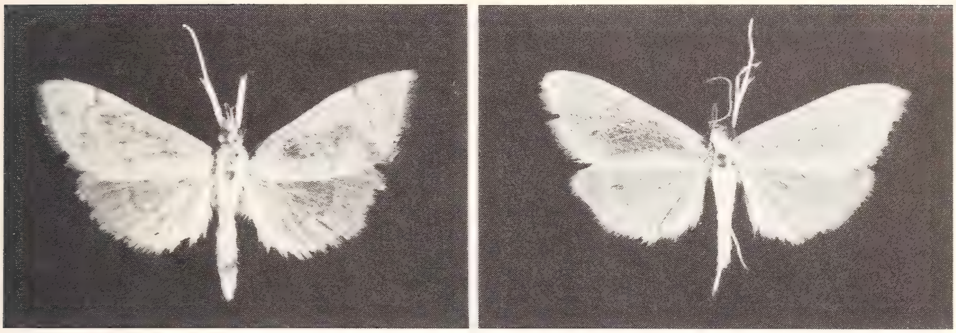


Abb. 17—18. Links: *Algedonia* (*Mutuuraia*) *luteorubralis* ♂, 'Tapaishan im Tsinling, Sued-Shensi, ca. 3000 m, 10. 8. 1936, H. Höne', ZFMK, 25 mm. Rechts: ♀, 'Tapaishan im Tsinling, Sued-Shensi, ca. 1700 m, 20. 5. 1936, H. Höne', ZFMK, 24 mm (Fotos D. Stüning).

Algedonia (Mutuuraia) luteorubralis (Caradja) comb. n.

Pyrausta luteorubralis Caradja, 1916: 34. — Holotypus ♂: Juldus; 325; Holotype *Pyrausta luteorubralis* Car. ♂; Gen. Prep. EGM 42, *Pyrausta luteorubralis* Car. Holotype ♂, Juldus; Romania Muzeul Ist. Nat. "Gr. Antipa". MGAB. — Locus typicus: Juldus.

Diagnose (Untersucht 32 ♂, 30 ♀): Expansion 23 (♂) bis 29 (♀) mm, der ♂ Holotypus 31 mm, durchschnittlich etwas größer als *Algedonia terrealis*. Die rötlichgelbe Grundfarbe unterscheidet die Falter von der nahestehenden *A. terrealis*, der stumpfere Vorderflügelapex und die deutlicher ausgebildete Distalbinde von *A. shafferi* n. sp., die auch intensiver grau gefärbt ist. Proximalbinde vorhanden, braun. Ringmakel, der strichförmige Diskoidalfleck sowie die gezähnte Distalbinde, die sich auf dem Hinterflügel fortsetzt und dort nahe dem Analwinkel einen Zahn bildet, ebenfalls braun.

Männliche Genitalien (Untersucht 3 ♂) (Abb. 4): Sehr ähnlich denen von *Algedonia terrealis*. Aedoeagus auch in der gleichen Weise in Zipfel gespalten, jedoch mit einem kompakten Bündel von Cornuti, das wesentlich kräftiger ausgebildet ist als bei *A. terrealis*.

Weibliche Genitalien (Untersucht 5 ♀) (Abb. 9): Nahezu identisch mit *Algedonia terrealis*. Das sklerotisierte Band im Ductus bursae endet an der Bursa nicht ganz so zugespitzt und scheint etwas kürzer bedornt. Das Signum ähnelt dem von *Algedonia terrealis*, ist jedoch offenbar etwas niedriger.

Verbreitung: UdSSR, China, Japan. Die Fundorte sind im einzelnen: UdSSR: Arasagungol (Arasgunghol) im Sajangebirge, SW Kossogol und Juldus; Shenxi: Qinlingshanmai: Taibaishan (Tapaishan), 1700 und 3000 m (Höne); Shanxi: Mienshan (Caradja 1939: 9); Zhejiang: W. Tianmushan (Höne). Die von Inoue et al. (1983, pl. 42, fig. 52 und 53) abgebildeten Tiere stimmen mit unserer Art ganz überein. Demnach würde diese auch in Japan vorkommen. Filipjev (1927: 7) erwähnt aus Minusinsk eine neben *Algedonia terrealis* auftretende Form *humilalis* Lederer, die als bleichgelb, etwas ins Ockergelbe ziehend, charakterisiert ist. Diese Tiere dürften ebenfalls hierher gehören. In Japan und im Amurgebiet scheint also *luteorubralis* sympatrisch neben *terrealis* vorzukommen, was auf getrennte Arten hinweist. Die echte *humilalis*, zu der die von Filipjev gemeldeten Tiere nicht gehören können, wurde von Munroe (1976: 35, 36) mit *Algedonia mysippusalis* synonymisiert und ist eine rein amerikanische Art.

Erste Stände unbekannt. Nach Caradja (1935: 42) im W. Tianmushan vom 22. bis 28. April und am 9. September, vorliegendes Material vom April. Im Taibaishan vom April bis August in 1700 und 3000 m Höhe.

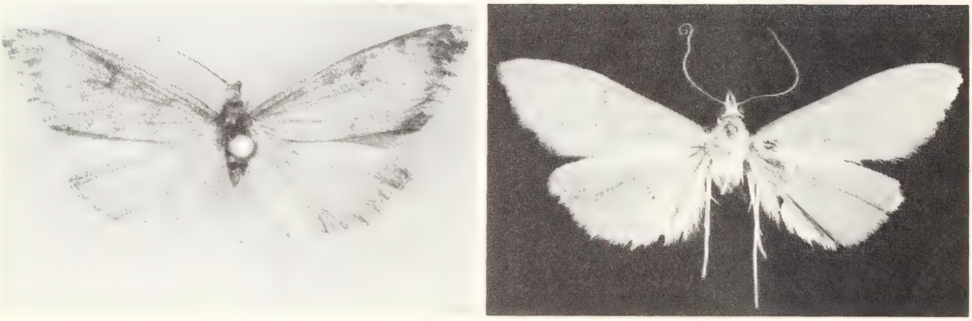


Abb. 19—20. Links: *Algedonia* (*Mutuuraia*) *shafferi* sp. n. ♂, 'Afghanistan 8441 Gulmurg July/Pyralidae Brit. Mus. slide No. 16996 ♂', Holotypus, BMNH, 29 mm (Foto M. Shaffer). Rechts: ♀, 'N-Pakistan, NW-Frontier, Dunga Gali, 2100 m, 1. VIII. 1979, leg. W. Thomas/GU 243 ♀ SP', 30 mm (Foto D. Stüning).

Algedonia (Mutuuraia) shafferi sp. n.

Holotypus ♂: Afghanistan 8441 Gulmurg July; Pyralidae Brit. Mus. slide No. 16996 ♂. Holotypus ♂ *Algedonia shafferi* n. sp. sel. W. Speidel, 1990. BMNH. — Allotypus ♀: N-Pakistan, NW-Frontier, Dunga Gali, 2100 m, 1. VIII. 1979, leg. W. Thomas; GU 243 ♀ SP. Allotypus ♀ *Algedonia shafferi* n. sp., sel. W. Speidel, 1990. Coll. Eichler, Wittenberg. — Locus typicus: Indien: Kaschmir: Gulmarg.

Diagnose (Untersucht 1 ♂, 1 ♀): Expansion 29 (♂) bis 30 (♀) mm. Apex der Vorderflügel verhältnismäßig spitz. Grundfarbe grau, mit einem ockergelben Stich. Distalbinde schwach ausgebildet, aber deutlich gezähnt. Diskoidalfleck strichförmig, gekrümmt. Hinterflügel grau, mit kaum angedeuteter Distalbinde. Randlinien doppelt, dunkel, mit hellem Zwischenraum. Fransen grau.

Männliches Genital (Untersucht 1 ♂) (Abb. 5): Clasper mit einem winzigen äußeren Zinken, der innere von normaler Länge. Aedoeagus mit Cornuti-Bündeln, seine drei Zipfel distal spitz zulaufend.

Weibliches Genital (Untersucht 1 ♀) (Abb. 10): Das sklerotisierte Band im Ductus bursae sowohl stumpf beginnend als auch zur Bursa hin stumpf auslaufend. Die Ecken des rautenförmigen Signums sind alle in deutliche Spitzen ausgezogen. Die längere Diagonale ist durch eine Rille angedeutet, die in der Mitte breit unterbrochen ist. Die kürzere Diagonale ist relativ lang, weshalb das Signum recht hoch erscheint.

Erste Stände unbekannt. Flugzeit VII und VIII.

Verbreitung: Die Art ist bisher nur aus Indien: Kaschmir: Gulmarg und Pakistan, NW-Frontier: Dunga Gali, 2100 m bekannt. Die Verbreitungsangabe „Afghanistan" bei *Algedonia terrealis* (Hampson 1899: 255) bezieht sich auf den Holotypus der vorliegenden Art. Im Afghanistan der heutigen Grenzen wurde bisher noch keine *Algedonia*-Art gefunden. Ein Exemplar mit dem Fundortzettel Kina, S. Kansu; Sven Hedins Exp. Ctr. Asien, Dr. Hummel; 20/6; Romania Muzeul Ist. Nat. "Gr. Antipa", dem leider das Abdomen fehlt, läßt sich nach dem Habitus ebenfalls dieser Art zuordnen. Es wurde als *Pyrausta luteorubralis* gemeldet von Caradja (1939: 9).

Subgenus **Algedonia** Lederer, 1863: 363

Typus-Art: *Pyralis luctualis* Hübner, 1793 durch Monotypie.

Diagnose: Falter von schwarzer Grundfarbe, mit weißen Flecken auf den Flügeln.

Männliches Genital: Aedoeagus in zwei Lappen auslaufend. Juxta relativ niedrig.

Weibliches Genital: Das sklerotisierte Band im Ductus bursae endet an der Ansatzstelle der Bursa stumpf und enthält lange, mit zahlreichen Widerhaken versehene Dornen.

Einzige Art: *Algedonia* (*Algedonia*) *luctualis* (Hübner).

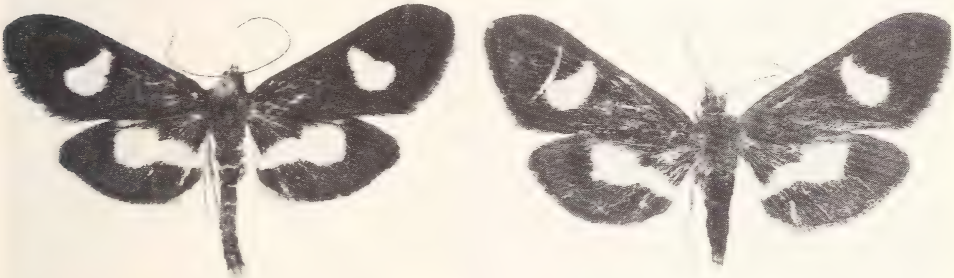


Abb. 21—22. Links: *Algedonia* (*Algedonia*) *luctualis* ♂, 'France, Gedres, Hautes Pyrenées, Juli 1923, Coll. O. Bubacek/ex coll. H. G. Amsel', LNK, 24 mm. Rechts: ♀, 'Riete/luctualis/ex coll. Ad. Meess', LNK, 21 mm.

Algedonia (Algedonia) luctualis (Hübner)

Pyralis luctualis Hübner, 1793: 5, pl. 2. — Typenmaterial: wahrscheinlich verloren. — Locus typicus: Leipzig. Es liegen keine authentischen Stücke aus Leipzig oder Ostdeutschland vor. Der Fundort ist vermutlich falsch.

Noctua unigutta Esper, 1798: 13, pl. 183, fig. 1, 2 (pl. 183: 1794); Datierung nach Heppner (1982: 92). — Typenmaterial: nicht festgestellt, nach Mitteilung von M. Shaffer möglicherweise in Coll. Gerning, jetzt Museum Wiesbaden. — Locus typicus: Österreich: Umgebung Wien und Taurien. Der letzte Fundort könnte sich sowohl auf den Taurus in der Türkei als auch auf das südliche Rußland beziehen.

Ennychia diversa Butler, 1881: 585. — Holotypus ♂: Japan [Hakodate]. BMNH. [M. Shaffer, pers. comm.]. — Locus typicus: Japan: Hakodate.

Diagnose (Untersucht 4 ♂, 6 ♀): Expansion 21 (♂) bis 24 (♀) mm. Körper- und Flügelgrundfarbe schwarz, Abdomen mit schmalen weißen Ringen. Vorderflügel mit einem birnenförmigen weißen Fleck von variabler Größe distal von der Diskalader, dessen Längsachse rechtwinklig auf dem Vorderrand steht und durch den Innenwinkel geht. Zentralfeld des Hinterflügels weiß.

Männliches Genital (Untersucht 1 ♂) (Abb. 6): Die beiden der Clasper anhängenden kräftigen Zinken bilden ein U. Aedoeagus mit Cornuti-Bündel. Weitere Merkmale siehe bei der Diagnose der Untergattung *Algedonia.*

Weibliches Genital (Untersucht 1 ♀) (Abb. 11): Signum rautenförmig, kürzere Diagonale relativ lang, das Signum deshalb recht hoch erscheinend. Die längere Diagonale durch eine Rille markiert, die in der Mitte des Signums eine breite Lücke hat. Weitere Merkmale siehe bei der Untergattungsdiagnose.

Erste Stände unbekannt. Flugzeit: V—VII.

Verbreitung: Die Art ist von den Pyrenäen bis Japan verbreitet. Ihr Vorkommen in Deutschland erscheint uns zweifelhaft, obgleich einige Meldungen vorliegen. Sie soll nach Hartwieg (1958: 82) in Niedersachsen: Wolfenbüttel gefunden worden sein, ebenso bedürfen die angeblichen Funde in Baden: Immendingen (Baar) (Reutti 1898: 164) und Leipzig (Hübner 1793: 5) der Bestätigung. Die Art wird ausdrücklich von Gaedike (1980) nicht für Ostdeutschland angegeben. Im Folgenden wollen wir die Verbreitung der Art nach vorliegenden Stücken und einigen Literaturangaben skizzieren. Frankreich: Hautes-Pyrenées: Gedre; Schweiz: Tessin: Cabbiolo (Vorbrodt 1931: 105); Italien: Piemonte (Mariani 1943: 130); Österreich: Niederösterreich: Rohrwald; Ungarn (Gozmany 1963: 234); CSFR (Schwarz 1939: 32, Hruby 1964: 461); Polen: Silesia; Jugoslawien: Croatia: Derventa (Dervent) (Rebel 1904: 320); Rumänien: Cluj (Popescu-Gorj 1964: 93); Türkei: Pontus; UdSSR: Rossijskaja S. F. S. R.: Kirov (Vjatka) (Krulikovsky 1909: 196); Kazan (Kasan) (Eversmann 1844: 475); Sverdlovsk (Ural) (Eichler i. l.); Chabarovsk: Kazakevicevo (Kasakewitsch) (Caradja 1916: 35); Amur; China: Shanxi: Mienshan (Caradja 1939: 9); Shenxi: Taibaishan (Tapaishan), 1700 m; nach Caradja (1939: 110) auch in 2000 m Höhe; Korea (Leech 1901: 499); Japan: Hokkaido, Prov. Iburi (Höne); Honshu, Kyushu (Inoue 1955: 187).

Da nur sehr wenig Material vorlag, können wir über die mögliche geographische Gliederung der Art keine Aussage machen. Die ostasiatischen Tiere scheinen nur unerheblich von den europäischen abzuweichen; die Abbildungen bei Inoue et al. (1982, pl. 42, fig. 49) und Wang (1980, pl. 30, fig. 210) bestätigen dies. Nur der weiße Vorderflügelfleck scheint bei den ostasiatischen Tieren etwas mehr abgerundet zu sein als bei den europäischen. Nach der Abbildung von Mutuura (1954) sind die männlichen Genitalien der japanischen Stücke völlig gleich mit den europäischen.

Danksagung

Unser besonderer Dank gilt Herrn M. Shaffer (BMNH) für viele briefliche Mitteilungen, Falteraufnahmen und Genitalpräparationen. Außerdem danken wir unserem verstorbenen Freund A. D. Biebinger (Baden-Baden) für die Anfertigung zahlreicher Genitaluntersuchungen und viele Diskussionsbeiträge. Herrn Prof. C. Naumann danken wir für die Durchsicht des Manuskriptes und wichtige Anmerkungen. Ferner gilt unser Dank den Herren F. Eichler (Wittenberg), G. Luquet (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris) und K. Sattler (BMNH). Für die Ausleihe von Material und für Verbreitungsdaten danken wir: R. Danielsson (Zoological Museum, Lund University); G. Ebert (LNK), L. Gozmany (TMAB); H. Heidemann; F. Kasy (NHMW); T. Osten (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart); A. Popescu-Gorj (MGAB); R. Roesler (Neustadt); D. Stüning (ZFMK); L. Süssner (Marbach).

In den LNK, im ZFMK und im Museo Civico di Storia Naturale, Verona (Italien) hatten wir die Möglichkeit, Faltermaterial in großem Umfang einzusehen. Für technische Hilfestellung bei den Fotos und Genitalpräparaten danken wir Herrn Heckel (LNK) und M. Lissak (Karlsruhe).

Zusammenfassung

Die Revision der paläarktischen Taxa der Gattung *Algedonia* Lederer hat folgende Ergebnisse:
1. Die Gattung wird in die Subgenera *Mutuuraia* Munroe und *Algedonia* s. str. gegliedert.
2. Folgende Checkliste ergibt sich:
Algedonia Lederer, 1863
A. (*Mutuuraia* Munroe, 1976)
oberthuri (Turati, 1913) comb. n.
o. oberthuri (Turati, 1913)
o. corsicalis (Caradja, 1928) comb. n., stat. n.
terrealis (Treitschke, 1829)
t. terrealis (Treitschke, 1829)
= *borealis* (Curtis, 1830)
= *pinetalis* (Zetterstedt, 1840)
t. reisseri (Zerny, 1932) comb. n., syn. n., stat. n.
luteorubralis (Caradja, 1916) comb. n.
shafferi sp. n.
A. (*Algedonia* Lederer, 1863)
luctualis (Hübner, 1793)
= *unigutta* (Esper, 1798)
= *diversa* (Butler, 1881)

Literatur

Beirne, B. P. (1952): British Pyralid and Plume Moths. 208 S., 16 pl. London und New York.

Benander, P. (1940): Revision von Zetterstedts lappländischen Microlepidoptera. — Opusc. ent. 5: 49—65.

— (1946): Catalogus Insectorum Sueciae. 6. Microlepidoptera. — Opusc. ent. 11: 1—82.

Biebinger, A. D. & W. Speidel (1982): Revision der Gattung *Sclerocona* Meyrick, 1890 in der Westpalaearktis. — Mitt. ent. Ges. Basel 32: 6—9.

— (1983): Revision der Gattung *Sclerocona* Meyrick, 1890 in der Westpalaearktis (Lepidoptera: Crambidae). Teil 2: Morphologie. — Ent. Z., Frankf. a. M., 93 (16): 231—238.

Butler, A. G. (1881): Descriptions of new genera and species of heterocerous Lepidoptera from Japan. — Trans. ent. Soc. Lond. 1881: 1—23, 171—200, 401—426, 579—600.

Caradja, A. (1899): Zusammenstellung der bisher in Rumänien beobachteten Microlepidopteren. — Dt. ent. Z. Iris 12: 171—218.

— (1916): Beitrag zur Kenntnis der geographischen Verbreitung der Pyraliden und Tortriciden des europäischen Faunengebietes, nebst Beschreibung neuer Formen. — Dt. ent. Z. Iris 30: 1—88.

— (1928 a): Die Kleinfalter der Stötzner'schen Ausbeute, nebst Zuträge aus meiner Sammlung. — Memle Sect. Stiint. Acad. rom. (3) 4: 361—428.

— (1928 b): Über einige neue und schon bekannte Pyraliden und Tortriciden aus dem palaearktischen Faunengebiete. — Dt. ent. Z. Iris 42: 287—294.

— (1939 a): Materialien zu einer Mikrolepidopteren-Fauna von Atuntse (Nord-Yünnan). — Dt. ent. Z. Iris 52: 99—111.

— (1939 b): Materialien zu einer Mikrolepidopterenfauna des Mienshan, Provinz Shansi, China. — Dt. ent. Z. Iris 53: 1—15.

Curtis, J. (1830): British Entomology; being illustrations and descriptions of the genera of Insects found in Great Britain and Ireland: Containing coloured figures from nature of the most rare and beautiful species, and in many instances of the plants upon which they are found. 7, pl. 290—337. — London.

Esper, E. J. C. (1786—1805): Die Schmetterlinge in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. 4. Die Eulenphalenen. 698 + 85 S., pl. 80—198. — Erlangen.

Eversmann, (1844): Fauna Lepidopterologica Volgo-Uralensis. 633 S. — Kasan.

Fischer, J. E., Edler von Röslerstamm (1834—1844): Abbildungen zur Berichtigung und Ergänzung der Schmetterlingskunde, besonders der Microlepidopterologie als Supplement zu Treitschkes und Hübners europäischen Schmetterlingen, mit erläuterndem Text. I + 304 + 4 S., 100 pl. — Leipzig.

Fletcher, D. S. & I. W. B. Nye (1984): The generic names of moths of the world, 5. Pyraloidea. XV + 185 S. — London.

Freyer, C. F. (1845): Neuere Beiträge zur Schmetterlingskunde mit Abbildungen nach der Natur, 5. II + 166 S., pl. 385—480. — Augsburg.

Gaedike, R. (1980): Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Lepidoptera — Pyraustinae. — Beitr. Ent. 30: 41—120.

Gomez-Bustillo, M. R. (1984): Revision de la familia Pyraustidae (Mey., 1890) en la Peninsula Iberica (Lep. Pyraloidea) (I parte). — SHILAP Rvta. lepid. 12 (48): 305—315.

Gozmany, L. (1963): Molylepkek VI. Microlepidoptera VI. In Szekessy, V. (Ed.): Magyarorszag allatvilaga. Fauna Hungariae 65. 289 + 8 S. — Budapest.

Hampson, G. F. (1897): On the classification of two subfamilies of moths of the family Pyralidae: the Hydrocampinae and Scopariinae. — Trans. ent. Soc. London 1897: 127—240.

— (1899): A revision of moths of the subfamily Pyraustinae and family Pyralidae. Part 2. — Proc. zool. Soc. Lond. 1899: 172—291.

Hannemann, H.-J. (1964): Kleinschmetterlinge oder Microlepidoptera. II. Die Wickler (s. l.) (Cochylidae und Carposinidae). Die Zünslerartigen (Pyraloidea). In: Dahl, F.: Die Tierwelt Deutschlands. 50. VIII + 401 S., 22 pl. — Jena.

Hartwieg, F. (1958): Die Schmetterlingsfauna des Landes Braunschweig und seiner Umgebung einschließlich des Harzes, der Lüneburger Heide und des Sollings. 148 S., Braunschweig-Vökenrode (Forschungsanstalt für Landwirtschaft).

Heppner, J. B. (1982): Dates of selected Lepidoptera literature for the western hemisphere fauna. — J. Lepid. Soc. 36 (2): 87—111.

Hruby, K. (1964): Prodomus Lepidopterorum Slovaciae. 962 S. — Bratislava.

Hübner, J. (1793): Sammlung auserlesener Vögel und Schmetterlinge, mit ihrem Namen herausgegeben auf hundert nach der Natur ausgemalten Kupfern. 16 S., 100 pl. — Augsburg.

Inoue, H. (1955): Check list of the Lepidoptera of Japan. Part 2: Alucitidae-Epicopeidae. S. 112a—217. — Tokyo.

Inoue, H., S. Sugi, H. Kuroko, S. Moriuti & A. Kawabe (1982): Moths of Japan. 2. 1 + 4 S. + 392 pl. + 552 S. — Tokyo.

Krulikovsky, L. (1909): Cesuekrylia Vjatskoj gubernii. — Mater. Pozn. Fauny Flory Ross. imp., Otdyl Zoologhiceskij 9: 48—250.

Kyrki, J. (1978): Suomen pikkuperhosten levinneisyys. I. Luonnontieteellisten maakuntien lajisto (Lepidoptera: Micropterigidae-Pterophoridae). — Notul. ent. 58: 37—67.

Lederer, J. (1863): Beitrag zur Kenntnis der Pyralidinen. — Wien. ent. Monatschr. 7: 243—280, 331—488.

Leech, J. H. (1901): Lepidoptera Heterocera from China, Japan and Corea. V. — Trans. ent. Soc. London 1901: 385—514, pl. 14 u. 15.

Leraut, P. (1980): Liste systématique et synonymique des lépidoptères de France, Belgique et Corse. — Suppl. Alexanor. 334 S. — Paris.

Mariani, M. (1941/3): Fauna Lepidopterorum Italiae. Parte 1. Catalogo ragionato dei Lepidotteri d'Italia. — G. Sci. nat. econ., Palermo, 42 (1): 1—79 (1941); 42 (2): 81—238 + Tavola mobile (1943).

Marion, H. (1954): Révision des Pyraustidae de la faune française (suite). — Revue fr. Lepidopt. 14: 221—227.

Minet, (1982): Les Pyraloidea et leurs principales divisions systématiques (Lep. Ditrysia). — Bull. Soc. ent. Fr. 86: 262—280.

Munroe, E. (1976): Pyraloidea. Pyralidae (part). In: Dominick, R. B. et al.: The moths of America north of Mexico. 13. 2 A. 78 S. — London.

Munroe, E. & A. Mutuura (1969): Contributions to a study of the Pyraustinae (Lepidoptera: Pyralidae) of temperate East Asia. V. — Can. Ent. 101 (3): 299—305.

— (1969): Contributions to a study of the Pyraustinae (Lepidoptera: Pyralidae) of temperate East Asia. VIII. — Can. Ent. 101 (12): 1239—1248.

Mutuura, A. (1954): Classification of Japanese *Pyrausta* group based on the structure of male and female genitalia (Pyr.: Lep.). — Bull. Naniwa Univ., Series B, 4: 7—33.

Opheim, M. (1975): The Lepidoptera of Norway. Check-List. Part I. Pyraloidea, Pterophoroidea, Alucitoidea and Tortricoidea (first part). Utgitt av Norsk Lepidopterologisk Selskap. 36 S. — Trondheim.

Palm, E. (1986): Nordeuropas Pyralider. In Lyneborg, L. (Ed.): Danmarks Dyreliv 3. 287 S. — Kobenhavn.

Popescu-Gorj, A. (1964): Catalogue de la collection de lépidoptères ”Prof. A. Ostrogovich” du Museum d'Histoire Naturelle ”Grigore Antipa”, Bucarest. 128 S. — Bucarest.

Rebel, H. (1904): Studien über die Lepidopterenfauna der Balkanländer. II. Teil: Bosnien und Herzegowina. — Annln naturh. Mus. Wien 19 (2/3): 97—377, pl. 4 und 5.

Reutti, C. (1898): Übersicht der Lepidopteren-Fauna des Großherzogtums Baden (und der anstoßenden Länder). XII + 361 S. — Berlin.

Rungs, C. E. E. (1979): Catalogue raisonné des Lépidoptères du Maroc. 1. VII + 222 + 9 S., 2 Karten. — Rabat.

Schütze, K. T. (1931): Die Biologie der Kleinschmetterlinge unter besonderer Berücksichtigung ihrer Nährpflanzen und Erscheinungszeiten. 235 S. — Frankfurt.

Schwarz, R. (1939): Contribution à la connaissance de repartition des Microlépidoptères. — Cas. csl. Spol. ent. 36: 32—33.

Seebold, T. (1898): Beiträge zur Kenntnis der Microlepidopterenfauna Spaniens und Portugals. — Dt. ent. Z. Iris 11: 291—322.

Speidel, W. (1984): Revision der Acentropinae des palaearctischen Faunengebietes (Lepidoptera, Crambidae). — Neue Entomologische Nachrichten 12. 157 S.

Treitschke, F. (1829): Die Schmetterlinge von Europa. 7. 252 S. — Leipzig.

Turati, E. (1912): Un Record Entomologico. — Atti Soc. ital. Sci. nat. 51: 165—365, 2 pl.

Vorbrodt, C. (1931): Tessiner und Misoxer Schmetterlinge. II. ”Microlepidoptera”. — Dt. ent. Z. Iris 45: 91—140.

Wang, P. -Y. (1980): Economic Insect Fauna of China. 21. Lepidoptera: Pyralidae. 229 S. — Beijing.

Wehrli, E. (1925): Über die von mir im Juni—Juli 1924 in Corsica erbeuteten Mikrolepidopteren mit Beschreibung zweier neuer Arten. — Dt. ent. Z. Iris 39: 133—137.

Zerny, H. (1932): Neue Mikrolepidopteren aus Spanisch-Marokko. — Z. Öst. Ent.-Ver. 17 (6/7): 41—43.

Zetterstedt, J. W. (1840): Insecta Lapponica. 4. Lepidoptera. 1140 S. — Lipsiae.

Dr. Wolfgang Speidel, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Adenauerallee 150—164. W-5300 Bonn 1. — Dr. Hubert Hanigk, Erlenweg 4, W-6921 Lobbach.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 3-4	S. 277—285	Bonn, Dezember 1990

Shallow-water Pycnogonida from Martinique, French Antilles, with description of *Nymphon macabou* n. sp.

Hans-Georg Müller

Abstract. 14 species of shallow-water Pycnogonida in 4 families are recorded from the island Martinique, French Antilles. The distributional data for most species are summarized. *Nymphon macabou* n. sp. is described and the female of *Tanystylum birkelandi* Child, 1979 is figured in detail.

Key words. Pycnogonida, Martinique, records, *Nymphon macabou* n. sp.

14 species of pycnogonids have been collected during a three weeks' survey of marine invertebrates at Martinique, French Antilles in April 1990, mainly from nearshore coral reefs and seagrass beds along the east coast. Only two species are new to science, implying that the pycnogonid fauna of the Caribbean is relatively well known. One other report (Bourdillon 1955) deals with some pycnogonid records from Martinique. Bourdillon recorded 9 species, of which 3 have also been found by the author. Additionally, 11 other species could be collected, increasing the number of pycnogonid species known from that island up to 20.

Besides a new species of Nymphonidae, *Nymphon macabou* n. sp., an unknown species of *Tanystylum* (Ammotheidae) was found. However, the latter will be described elsewhere. That species has also been collected at the Caribbean coast of Colombia some years ago by the author and will be included in a monograph of pycnogonides from that area (Müller, in prep.).

The research has been carried out in cooperation with the Laboratoire de Biologie Marine et de Malacologie in Perpignan, France (director: Dr. Bernard Salvat). Specimens are deposited in the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany (ZFMK) and the Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France (MNHN).

Systematic Account

Ammotheidae

Achelia Hodge, 1864

Achelia sawayai Marcus, 1940

Material: 1 ♂ (ZFMK), Cap Chevalier; reef-flat of nearshore fringing reef, exposed locality; from mainly dead corals (*Porites*), 0.5—1.5 m, 11 April 1990.

A common shallow-water species of pantropical distribution. It has been more often found in the Western Atlantic.

Ammothella Verrill, 1900

Ammothella exornata Stock, 1975

Material: 1 ♀ (ov.) (ZFMK), Ilet Cabrits; dead corals covered with algae, moderately exposed, 0—1 m, 2 April 1990. 1 juv. (ZFMK), Petite Anse de Macabou; seagrass-beds (*Syringodium*, *Thalassia*), 0—1 m, 7 April 1990. 1 juv. (ZFMK), same location, algal vegetation on rocks and dead corals from nearshore patch reef, moderately exposed, 0—1 m, 6—10 April 1990. 1 ♀ (MNHN), same location; dead corals on nearshore patch reef; exposed reef-flat and reef-margin, 0—2 m, 6—15 April 1990. 1 ♀ (ov.) (MNHN), Madras, Baie de Tartane; dead corals in seagrass beds (mainly from *Porites*), moderately exposed, 1—2 m, 18 April 1990.

Since its original description based on specimens from St. Martin and Bonaire, it has been reported from some other Caribbean localities: Panama (Child: 1979: 9); Belize (Child 1982: 358); Curacao, Jamaica (Stock 1979: 975).

Ammothella marcusi Hedgpeth, 1948

Material: 1 ♂ (ZFMK), Madras, Baie de Tartane; dead corals in seagrass beds (mainly from *Porites*), moderately exposed, 1—2 m, 18 April 1990.

A. marcusi was known from both sides of the isthmus of Panama and the Pacific coast of Mexico (Child 1979: 9), Belize (Child 1982: 358), Florida (Hedgpeth 1948: 247), the Virgin Islands (Stock 1975a: 975) and from the Netherlands Antilles (Bonaire, Curaçao) (Stock 1975a: 975; 1979: 9).

Ammothella spinifera Cole, 1904

Material: 1 ♀ (ZFMK), Le Vauclin, Pointe Faula; seagrass beds (*Syringodium*, *Thalassia*) on sand-mud and sand, sheltered location, 0—0.5 m, 1 April 1990. 3 ♂, 1 ♀ (ov.), 2 juv. (MNHN), Petite Anse de Macabou; seagrass beds (*Syringodium*, *Thalassia*), 0—1 m, 7 April 1990. 1 ♂ (ZFMK), Madras, Baie de Tartane; dead corals in seagrass beds (mainly from *Porites*), moderately exposed, 1—2 m, 18 April 1990.

A. spinifera was known from the west coast of America, from California south to Panama and also from the Caribbean coast of Panama (Child 1979: 12). Recently, Müller (in press) reported on that species from the eastern Caribbean island Barbados.

Tanystylum Miers, 1879

Tanystylum acuminatum Stock, 1954

Material: 1 ♂ (ZFMK), Petite Anse de Macabou; dead corals on nearshore patch reef; exposed reef-flat and reef-margin, 0—2 m, 6—15 April 1990.

T. acuminatum was known only from the eastern Caribbean islands St. Barthélemy and Anguilla (Stock 1954: 125; 1979: 11).

Tanystylum birkelandi Child, 1979 (Figs. 1—5)

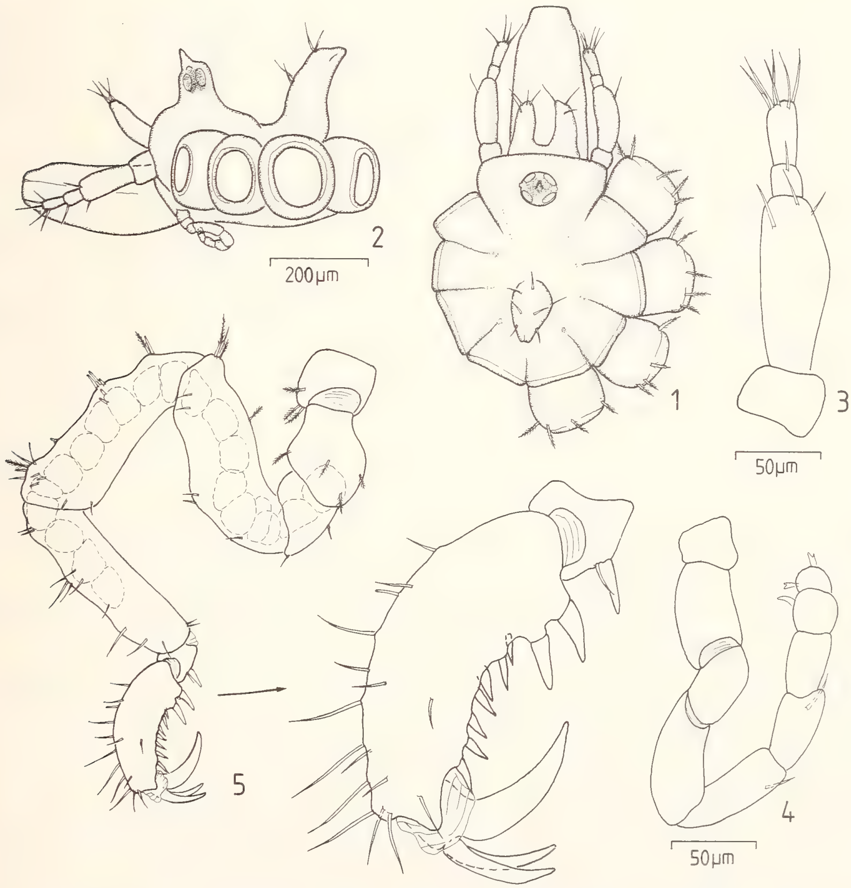
Material: 1 ♀ (ov.) (ZFMK), Petite Anse de Macabou; dead corals on nearshore patch reef; exposed reef-flat and reef-margin, 0—2 m, 6—15 April 1990.

Although Child (1979: 23) mentioned in the text of the original description the differences between ♂ and ♀ of that species, the ♀ has never been figured to show the sexual dimorphism in more detail. In its general habitus the ♀ from Martinique is very similar to the ♂. The fringed dorsolateral and dorsal setae of the first coxae of the walking legs do not insert on small cylindrical tubes. Fringed setae are less numerous on femur and tibia 1. Tibia 2 and propodus are provided with simple setae only. The ♀-oviger is very small and 9-segmented, with the 2 distal segments much smaller than in the ♂. Segments 5 and 6 bear a short seta, segment 8 with one and segment 9 with two short spines.

T. birkelandi is only reported from the Caribbean coast of Panama (Child 1979: 23) and Belize (Child 1982: 363). Its distribution is now considerably extended from Middle America to the eastern Caribbean.

Tanystylum geminum Stock, 1954

Material: 1 ♂ (ov.), 1 ♀ (ZFMK), Petite Anse de Macabou; seagrass-beds (*Syringodium*, *Thalassia*), 0—1 m, 7 April 1990. 1 ♀ (ov.) (ZFMK), same locality; algal vegetation on rocks and dead corals from nearshore patch reef, moderately exposed, 0—1 m, 6—10 April 1990.



Figs. 1—5: *Tanystylum birkelandi* Child, 1979, ♀: 1) dorsal view; 2) lateral view; 3) palp; 4) oviger; 5) 3rd leg.

5 ♂ (1 ov.), 4 ♀ (1 ov.) (MNHN), same locality; dead corals on nearshore patch reef; exposed reef-flat and reef-margin, 0—2 m, 6—15 April 1990. 1 ♂ (ZFMK), Madras, Baie de Tartane; dead corals in seagrass-beds (mainly *Porites*), moderately exposed, 1—2 m, 18 April 1990.

Specimens from Martinique are in good agreement with the descriptions from the literature, with the exception that some have tiny rounded anterolateral tubercles on the lateral processes.

T. geminum is already known from Martinique (Bourdillon 1955: 587), other records are from the Atlantic coast of Mexico and Panama (Child 1979: 28), Florida and Puerto Rico (Stock 1975a: 983), Barbados (Müller, in press), Bonaire, Margarita, St. Martin and Jamaica (Stock 1979: 13). Stock (1982: 187) determined one ♂ from Somalia with "some reservation" as *T. geminum.*

Tanystylum isthmiacum Stock, 1955

Material: 1 ♀ (ov.) (ZFMK), Petite Anse de Macabou; seagrass-beds (*Syringodium*, *Thalassia*), 0—1 m, 7 April 1990.

In the Pacific *T. isthmiacum* has been reported from Costa Rica and Mexico (Child 1979: 29) als well as from Panama (Stock 1955: 247) and Ecuador (Stock 1975b: 74). In the western Atlantic it has been found in Panama (Child 1979: 29), Brazil (Stock 1975a: 984) and Curaçao (Stock 1979: 11). In the eastern Atlantic there is only one record from the Cape Verde Islands (Fage & Stock 1966: 389).

Tanystylum n. sp.

Material: 1 ♂, Petite Anse de Macabou; dead corals on nearshore patch reef; exposed reef-flat and reef-margin, 0—2 m, 6—15 April 1990.

This species will be described in the author's monograph on the pycnogonida from the Caribbean coast of northern Colombia, where it has also been found some years ago (Müller, in prep.).

Callipallendiae

Callipallene Flynn, 1929

Callipallene emacinata (Dohrn, 1881)

Material: 1 ♂ (ov.) (ZFMK), Petite Anse de Macabou; seagrass-beds (*Syringodium*, *Thalassia*), 0—1 m, 7 April 1990.

A common shallow-water species, recorded from several localities in the Mediterranean and Atlantic (cf. Child 1982: 365).

Nymphonidae

Nymphon Fabricius, 1794

Nymphon macabou n. sp. (Figs. 6—13)

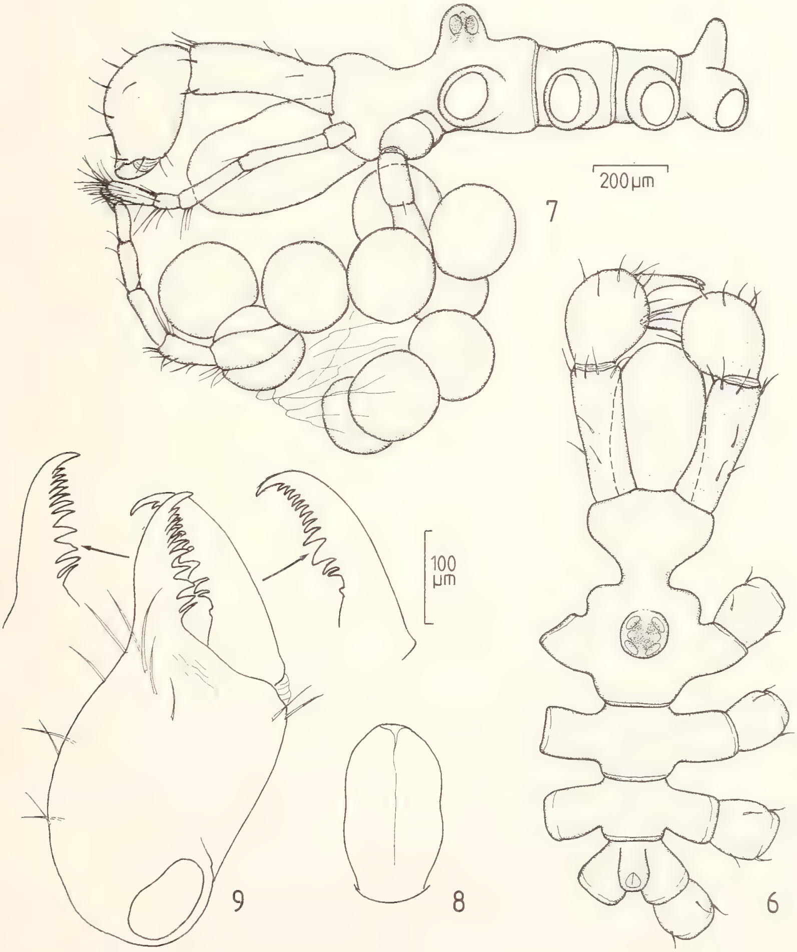
Holotype: ♀ (ov.) (ZFMK), Petite Anse de Macabou; dead corals on nearshore patch-reef; exposed reef-flat and reef-margin, 0—2 m, 6—15 April 1990. Paratypes: 1 ♂, 1 ♀ (ov.), 1 subadult specimen (ZFMK), collected together with holotype.

Diagnosis: *Nymphon macabou* n. sp. is characterized through its robust chelae and denticulation of the chelifore-fingers: immovable finger with 11 teeth, 4 in proximal half being more robust than others; movable finger with 13 teeth, 2 in proximal half more robust than others. Legs relatively short; tibia 2 with pair of short ventrodistal spines. Propodus well curved, with many simple setae and 7 slender sole spines. Auxiliaries slightly shorter than main claw, robust, with many tiny denticulations in proximal half.

Description (ov. ♂, holotype): A small, robust species with fully segmented trunk. Lateral processes smooth, little longer than their diameters, separated by distance less to their diameters, bare of any setae. Neck short and broad. Ocular tubercle at anterior of first lateral processes, with 2 small lateral papillae.

Eyes large, oval and well pigmented.

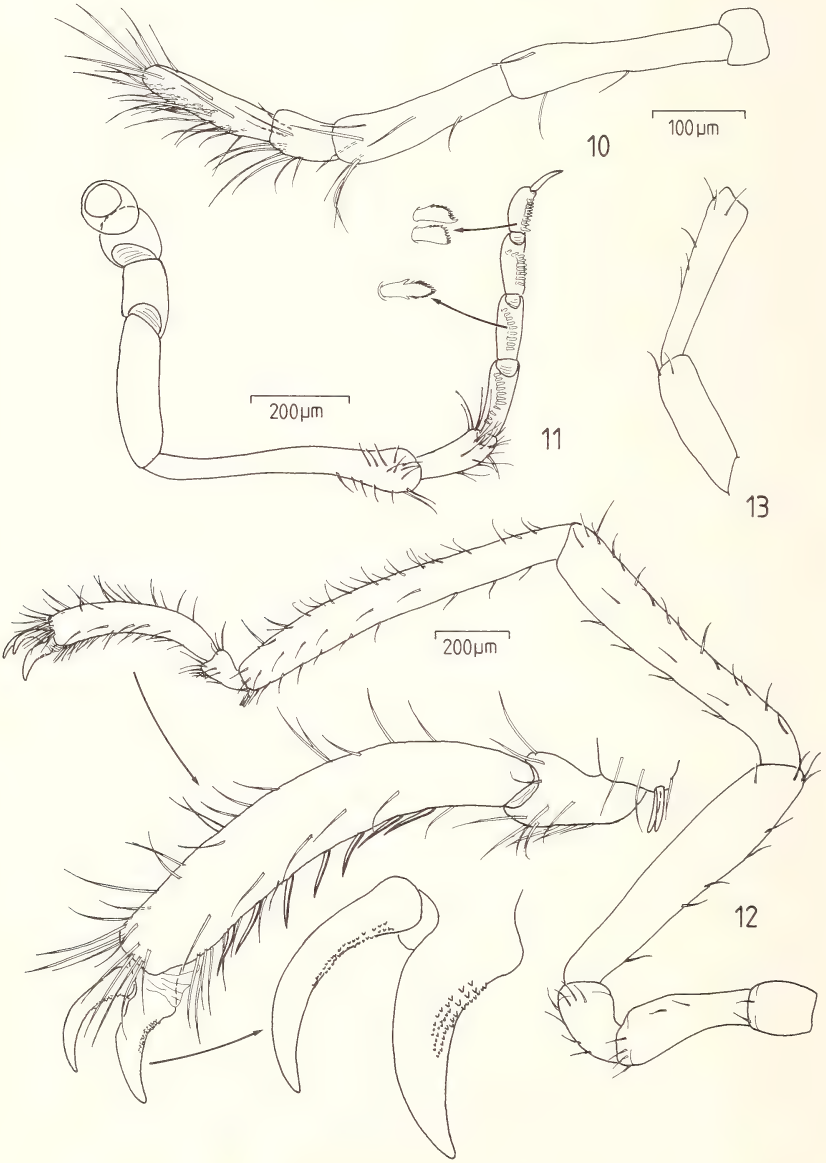
Proboscis robust, oval and distally rounded, of ⅖ trunk length.



Figs. 6—9: *Nymphon macabou* n. sp., ov. ♂, holotype: 6) dorsal view; 7) lateral view; 8) proboscis, ventral view; 9) chela.

Abdomen a short, erect and distally rounded stump bare of any setae.

Chelifore scape robust, 2.5 times longer than wide, armed with some short setae. Chela very robust, almost globular, with some short setae. Chelifore fingers short and robust; immovable finger with 11 teeth, 4 in proximal half more robust than others; movable finger with 13 teeth, 2 in proximal half more robust than others.



Figs. 10—13: *Nymphon macabou* n. sp. — ov. ♂, holotype: 10) palp; 11) oviger; 12) 3rd leg. — ♀, paratype: 13) 4th and 5th oviger-segment.

Palp 5-segmented, with first segment very short; second segment longest, 1.3 times longer than third; distal segment 2 times longer than fourth, bearing many setae longer than segment diameter.

Oviger slender, 10-segmented; three proximal segments short; 5th segment longest, two times longer than fourth, somewhat widened distally, with some distal setae; strigilis segments subequal in length, with row of denticulate, leaflike spines in the formula 11:9:9:9.; terminal claw slightly shorter than distal segment. Eggs of very large size, 5 times larger than strigilis segments diameter.

Legs moderately short and robust; several short setae on all segments, more numerous on dorsum of tibiae and propodus; coxae 1 and 3 subequal in length; coxa 2 about 2 times longer than first or second coxa; femur more robust than other segments, subequal in length to first tibia; tibia 2, 1.2 longer than tibia 1 or femur, with 2 short ventrodistal spines; tarsus short, about ¼ length of propodus; propodus well curved, with several simple setae; propodal sole bearing 7 slender spines; claws short and robust, well curved, internal proximal margin with many denticulations; main claw 0.3 times length of propodus, slightly longer than auxiliaries.

Measurements (mm):

Length of trunk (anterior margin of cephalic segment to posterior edge of 4th lateral processes)	1.13
Width of trunk (across second lateral processes)	0.54
Length of proboscis	0.48
Length of abdomen	0.13
Third leg:	
Coxa 1	0.18
Coxa 2	0.37
Coxa 3	0.17
Femur	0.82
Tibia 1	0.83
Tibia 2	0.94
Tarsus	0.13
Propodus	0.44
Main claw	0.13
Auxiliaries	0.11

♀: Similar in its general features to male, 5th oviger segment only 1.3 times longer than 4th segment.

Etymology: The specific name is derived from the type locality, Petite Anse de Macabou.

Distribution: Martinique.

Remarks: *N. macabou* n. sp. resembles more closely *Nymphon aemulum* Stock, 1975 from the tropical western Atlantic. It can easily be distinguished from that species by its shorter neck and the more robust chelifores with much shorter fingers (cf. Stock 1975a: 998, Figs. 16—17).

Phoxichilidiidae

Anoplodactylus Wilson, 1878

Anoplodactylus batangensis (Helfer, 1938)

Material: 1 ♂ (ZFMK), Ilet Cabrits; dead corals covered with algae, moderately exposed location, 0—1 m, 2 April 1990. 1 juv. (ZFMK), Cap Chevalier; reef-flat of nearshore fringing reef, exposed locality; from mainly dead corals (*Porites*), 0.5—1.5 m, 11 April 1990. 1 ♀ (ZFMK), Petite Anse de Macabou; under stones and rocks, intertidal and shallow rock-pools, sheltered and moderately exposed locality, 10 April 1990. 2 ♂ (1 ov.), 1 ♀ (ov.), 1 juv. (MNHN), Madras, Baie de Tartane; dead corals in seagrass-beds (mainly *Porites*), moderately exposed, 1—2 m, 18 April 1990.

A common shallow-water species of circumtropical distribution, more often collected in the western Atlantic. *A. batangensis* is already known from Martinique (Bourdillon 1955: 587).

Anoplodactylus californicus Hall, 1912 (= *A. portus* Calman, 1927)

Material: 1 ♀ (ZFMK), Petite Anse de Macabou; algal vegetation on rocks and nearshore patch reef, moderately exposed, 0—1m, 6—10 April 1990.

A circumtropical species, common in algal vegetation of shallow waters. It is already reported from Martinique (Bourdillon 1955: 586).

Anoplodactylus monotrema Stock, 1979

Material: 2 ♂, 1 ♀ (ZFMK), Petite Anse de Macabou; algal vegetation on rocks and nearshore patch reef, moderately exposed, 0—1 m, 6—10 April 1990.

Widely distributed in the eastern Pacific and western Atlantic, formerly it has been confused with *Anoplodactylus robustus* (Dohrn, 1881) (see Child 1982: 372, Stock 1979: 15).

Zusammenfassung

Es wird über 14 Arten von Flachwasser-Pantopoden berichtet, die vom Verfasser auf Martinique vorwiegend in Korallensubstrat und Seegrasbeständen gesammelt wurden. *Nymphon macabou* n. sp. wird beschrieben und das Weibchen von *Tanystylum birkelandi* Child, 1979 im Detail abgebildet.

References

Bourdillon, A. (1955): Les Pycnogonides de la croisière 1951 du Président Théodore Tissier. — Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 19 (4): 581—609.

Child, C. A. (1979): Shallow-water Pycnogonida from the Isthmus of Panama and the coasts of Middle America. — Smiths. Contr. Zool. 293: 1—86.

— (1982): Pycnogonida from Carrie Bow Cay, Belize. — Smiths. Contr. mar. Sci. 12: 355—380.

Fage, L. & J. H. Stock (1966): Pycnogonides, Résultats Scientifiques du Campagne de la Calypso aux îles de Cap Vert (1959). — Ann. Inst. Océan. Monaco, 44: 315—327.

Hedgpeth, J. W. (1948): The Pycnogonida of the western North Atlantic and the Caribbean. — Proc. U. S. Natn. Mus., 97 (3216): 157—342.

Müller, H.-G. (in press): Shallow-water Pycnogonida from Barbados, Lesser Antilles, with description of *Anoplodactylus justi* n. sp. — Stud. Fauna Curaçao and other Caribb. Isl.

Stock, J. H. (1954): Four new *Tanystylum* species, and other Pycnogonida from the West Indies. — Stud. Fauna Curaçao and other Caribb. Isl., 5 (24): 115—129.

— (1955): Pycnogonida from the West Indies, Central America and the Pacific Coast of North America. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914—1916. — Vidensk. Medd. Dansk naturhist. Foren. 117: 209—266.

— (1975 a): Pycnogonida from the continental shelf, slope and deep sea of the tropical Atlantic and East Pacific. Biological results of the University of Miami deep-sea expeditions, 108. — Bull. mar. Sci., 24 (4): 957—1092.

— (1975 b): Pycnogonida found on fouling panels from the East and West Coast of America.

— Ent. Ber., Amsterdam, 35 (5): 70—77.
— (1979): Pycnogonida from the mediolittoral and infralittoral zones in the tropical Western Atlantic. — Stud. Fauna Curaçao and other Caribb. Isl., 59 (184): 1—19.
— (1982): Researches on the coast of Somalia. Shallow-water Pycnogonida. — Monit. zool. ital., Suppl. 17 (7): 183—190.

Hans-Georg Müller, Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie der Justus-Liebig-Universität, Heinrich-Buff-Ring 29, D-6300 Giessen. — Laboratoire de Biologie Marine et de Malacologie (E. P. H. E.), Université de Perpignan, Avenue de Villeneuve, F-66025 Perpignan Cedex.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 41	H. 3-4	S. 287—289	Bonn, Dezember 1990

Buchbesprechungen

Lozán, J. L., W. Lenz, E. Rachor, B. Watermann & H. v. Westernhagen, Hrsg. (1990): *Warnsignale aus der Nordsee.* 431 S., 186 Abb., 54 Tab. Parey, Berlin & Hamburg.

Die Nordsee ist in Gefahr und damit auch die Menschen, die von ihr leben. In diesem Buch liefern mehr als 50 Wissenschaftler die Fakten für diesen alarmierenden Befund. Dem Leser wird bei seiner Lektüre schnell klar, daß komplizierte, vernetzte Systeme schwer einfach und monokausal zu beschreiben sind. Es wird ihm aber auch klar, daß die kritische Lage der Nordsee hauptsächlich durch Aktivitäten des Menschen herbeigeführt wurde. Es wird weiterhin aufgezeigt, daß sich der Zustand der Nordsee seit Anfang dieses Jahrzehnts trotz politischer Maßnahmen nicht gebessert hat. Was fehlt, sind dem diagnostizierten Zustand des Meeres angemessene politische Entscheidungen. Dieses wichtige Buch, das man sich in die Hand jedes Europa-Abgeordneten wünscht, bietet die dafür erforderlichen Diskussionsgrundlagen.

R. Hutterer

DIFF, Deutsches Institut für Fernstudien an der Universität Tübingen (1987): Fernstudium Naturwissenschaften, Evolution der Pflanzen- und Tierwelt. 1: *Homologie und phylogenetische Rekonstruktionen* (Spieth, H.). 176 S., zahlreiche Abb. 2: *Ursachen und Mechanismen der Evolution* (Sauer, K. P. & J. K. Müller). 217 St., zahlreiche Abb.

Beide Hefte sind sehr einheitlich gestaltet, und so sei eine gemeinsame Besprechung gestattet. Die Studienbriefe zeichnen sich durch eine klare Gliederung und eine gute sprachliche Form aus, so daß sie tatsächlich zum Selbststudium befähigen. Die im ersten Teil dargestellten Kapitel werden in einem sehr ausführlichen Quellenverzeichnis weitgehend durch die Originaltexte ergänzt. Dazu gehören die zahlreichen Abbildungen, die vielfach den ursprünglichen Arbeiten entnommen sind und in einigen Fällen ergänzt oder neu beschriftet wurden. Damit ist es gelungen, auch den graphischen Gesamteindruck einheitlich zu gestalten. Erfreulich auch, daß kontroverse Auffassungen, z. B. bezüglich des phylogenetischen Prinzips oder einiger biologischer „Gesetze" klar umrissen und diskutiert werden.

Zusammenfassungen erlauben es, nach dem Studium zahlreicher Einzelbeispiele wieder zum Leitgedanken zurückzufinden. Von besonderem Wert ist die Auflistung der ergänzenden Materialien, die auch schon teilweise in den Text eingearbeitet ist.

Kl.-R. Hasenkamp

Ashmole, M. & Ph. (1989): *Natural History Excursions in Tenerife. A guide to the Countryside, Plants and Animals.* 252 S., illustriert. Kidston Mill Press, Scotland.

Die Kanarischen Inseln sind nicht nur eine beliebte Urlaubsregion, sondern seit vielen Jahren das Reiseziel zahlreicher Naturforscher und Exkursionen. Die Insel Teneriffa wird wegen ihrer Vielfalt und wegen einer günstigen Infrastruktur von Biologen bevorzugt besucht. Mit Myrtle und Philip Ashmole haben jetzt zwei ausgewiesene Fachleute erstmals einen Naturführer vorgelegt, der sich an Studenten und naturkundlich Interessierte wendet. Im ersten Kapitel des handlichen Taschenbuchs wird der Leser in die Geographie, Geologie, Klimazonen, Pflanzengesellschaften, Lebensräume und die Besiedlungsdichte der Insel eingeführt. Das zweite Kapitel enthält 24 Exkursionsbeschreibungen und das dritte eine Liste der vorkommenden Pflanzen und Tiere. Das Buch bietet darüberhinaus eine Fülle praktischer Tips, von Busverbindungen bis zu Ratschlägen für umweltschonendes Auftreten in der Natur. In seiner Konzeption und Vollständigkeit ist dieser Führer ohnegleichen. Er eignet sich vorzüglich für die Vorbereitung und Durchführung biologischer Exkursionen nach Teneriffa.

R. Hutterer

Mahunka, S., Ed. (1987): *Natural History of the National Parks of Hungary 5: The Fauna of the Kiskunság National Park, Vol. II.* 479 S. Akadémiai Kiadó, Budapest.

In dieser Zeitschrift sind schon mehrfach Bände aus der Reihe „Naturgeschichte der Nationalparke Ungarns" besprochen worden. Der jetzt vorliegende fünfte Band behandelt die Fauna des Kiskunság Nationalparkes in 43 kommentierten Faunenlisten einschließlich Neubeschreibungen von Nemathelminthen und Arthropoden. Für faunistische und ökologische Vergleiche sind diese Daten von großem Nutzen, da sie systematisch erhoben und die Determinationen von Fachleuten vorgenommen wurden.

Wahrscheinlich sind bisher nur wenige Gebiete der Erde außerhalb Ungarns so umfassend erforscht worden. In Form und Ausstattung folgt Band 5 den vorigen Bänden. Ein Index von 25 Seiten erleichtert das Auffinden der supraspezifischen Taxa.

R. Hutterer

Wünneberg, W. (1990): *Physiologie des Winterschlafes.* — Mammalia depicta 14, 98 S., 34 Abb., 16 Tab. Paul Parey, Hamburg & Berlin.

Mit diesem Werk soll ein aktueller Überblick über neuere Forschungsarbeiten zur Physiologie des Winterschlafes bei Säugern und Vögeln gegeben weden. Der Autor betrachtet zunächst den Einfluß der Temperatur auf den Ablauf biologischer Vorgänge und behandelt dann die Komplexe Homoiothermie und Poikilothermie, Torpidität, Ruhetorpor, Winterruhe und Winterschlaf. Fast jedem Kapitel sind Beispiele aus der Literatur in Tabellenform und als Abbildungen beigegeben. Der Text ist in einer verständlichen Sprache geschrieben und somit auch Studierenden leicht zugänglich. Soweit ist das Buch also eine handliche und brauchbare Zusammenfassung. Fehlerhaft ist leider die Nomenklatur der erwähnten Art- und Gattungsnamen; hier wurde offenbar kein Versuch unternommen, die aus der Literatur entnommenen Namen kritisch zu sichten und einer modernen Systematik anzupassen, obwohl das heute mit den verfügbaren Standardwerken (z. B. Honacki, Kinman & Koeppl, 1982, Mammal Species of the World) leicht möglich ist. In der Tabelle 1 sind u. a. die Schreibweisen für zwei Gattungen (*Cercaertus* = lapsus für *Cercartetus*; *Lynomys* = lapsus für *Cynomys*) zu korrigieren, in Abbildung 25 taucht eine „*Vesperuga noctula*" auf, womit vermutlich der Abendsegler *Nyctalus noctula* gemeint ist. Eine Berücksichtigung dieses nicht unwesentlichen Aspekts hätte dem Werk gutgetan.

R. Hutterer

Elzen, R. van den, K.-L. Schuchmann & K. Schmidt-Koenig, Eds. (1990): *Current Topics in Avian Biology. Proceedings of the International Centennial Meeting of the Deutsche Ornithologen-Gesellschaft.* 403 S. Verlag der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft, Bonn.

Die Deutsche Ornithologen-Gesellschaft feierte 1988 ihr hundertjähriges Bestehen mit einer internationalen wissenschaftlichen Konferenz in Bonn, an der mehr als achthundert Ornithologen aus dem In- und Ausland teilnahmen. Von den zahlreichen Vorträgen liegt jetzt eine Auswahl in einem Tagungsband vor. In 52 Aufsätzen behandeln namhafte Ornithologen in deutscher und englischer Sprache aktuelle Forschungsthemen. Die beiden Schwerpunkte des Bandes liegen in der Zoogeographie und Systematik sowie in der Verhaltensökologie; Synthesen und punktuelle Studien sind gleichermaßen vertreten. Dem interessierten Ornithologen wird damit ein breites Spektrum aktueller Forschungsansätze in handlicher Buchform geboten.

R. Hutterer

Jacob, J.-P. & E. Clotuche, Eds. (1989): *Actes du Colloque International d'Ornithologie „Expansion et Régression des espèces".* Liège, 19—20 novembre 1988. — Aves 26, no. spécial, 238 pp.

Dieser Kongreßbericht vereinigt 28 meist kurze Aufsätze über Arealveränderungen von Vogelarten und deren Ursachen. Dies ist ein wichtiges Thema im Hinblick auf den Naturschutz, wo zuweilen lokale Arealverschiebungen einer Art zu einem Eintrag in eine „Rote Liste" führen können. Die Aufsätze behandeln ein breites Spektrum von Vogelarten und berichten schwerpunktmäßig aus Westeuropa. Der Band ist entsprechend ausgestattet und bebildert und weist zwei nützliche Indices auf.

R. Hutterer

Telleria, J. L., ed. (1988): *Invernada de aves en la Peninsula Iberica.* — Sociedad Española de Ornithologia, Monografia No. 1, 208 S. Madrid.

Das Buch behandelt die Überwinterung von Vögeln auf der Iberischen Halbinsel. Zu diesem Thema veranstaltete die Spanische Ornithologen-Gesellschaft im Dezember 1987 ein Symposium, dessen Ergebnisse hier gedruckt vorliegen. Spezialisten aus Spanien und Portugal berichten über Überwinterungsgebiete, Bestandszahlen, den Status von Wasser- und Landvögeln, und Naturschutzprobleme. Alle Texte sind in spanischer Sprache geschrieben und verfügen zusätzlich über eine englische Zusammenfassung. Druck und Ausstattung sind ausgezeichnet. Das Buch enthält Grundlagendaten von der Iberischen Halbinsel, die für einen europaweiten Vogelschutz wichtig sind.

R. Hutterer

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. — *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. — Manuscripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. — Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1, West Germany.

Review. — Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. — Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s') address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). — Ent. monthly Mag. 95: 139—143.

— (1975): Familiy Dolichopodidae. — In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212—258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. — Bonn. zool. Beitr. 34: 273—277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. — Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. — Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

[Deutsche Fassung im nächsten Heft]

Bonner zoologische Beiträge
Band 41, Heft 3—4, 1990

INHALT

Species, class and individual characteristics in the African Wattled Starling, *Creatophora cinerea*
W. A. Sontag jr. 163

Die Waldohreule (*Asio otus*) in Ägypten
J. Handwerk 171

Zum Vorkommen einiger in der Türkei seltener Vogelarten
M. Kasparek 181

Taxonomy and evolution of the North African ocellated lizard, *Lacerta pater* (Lataste, 1880) (Sauria: Lacertidae)
J. A. Mateo 203

***Leptopsylla algira vogeli* n. ssp. (Siphonaptera, Ceratophyllidae, Leptopsyllinae), parasite de Crocidure (Mammalia, Insectivora, Crocidurinae) sur lîle de Gozo (Archipel de Malte)**
J.-C. Beaucournu 213

Studies on the Oriental Cynidae (Heteroptera) II. Three new genera and species
J. A. Lis 223

Systematic notes on Holarctic Blephariceridae (Diptera)
P. Zwick 231

Revision der paläarktischen Arten der Gattung *Algedonia* (Lepidoptera, Cambridae)
W. Speidel, & H. Hanigk 259

Shallow-water Pycnogonida from Martinique, French Antilles, with description of *Nymphon macabou* n. sp.
H.-G. Müller 277

Buchbesprechungen 287

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Schriftleitung
Rainer Hutterer

Band 42, Hefte 1—4, 1991 ISSN 0006-7172

Gutachter für 1990/91: W. Böhme, P. Boye, K. Busse (alle Bonn), F. Dieterlen (Stuttgart), R. van den Elzen (Bonn), K. Groh (Darmstadt), J. Haffer (Essen), E. Heiss (Innsbruck), U. Joger (Darmstadt), F. Krapp (Bonn), E. Kulzer (Tübingen), K.-H. Lampe (Bonn), J. Meester (Durban), A. Melber (Hannover), C. Naumann (Bonn), J. Niethammer (Bonn), H. Nordsieck (Villingen-Schwenningen), J. Obst (Dresden), G. Peters (Berlin), G. Peters (Bonn), K. Sattler (London), D. Stüning (Bonn), A. Radbruch (Köln), G. Rheinwald (Bonn), J. Rusek (Ceské Budejovice), P. J. Schembri (Malta), D. Schlee (Stuttgart), U. Schmidt (Bonn), K.-H. Schuchmann (Bonn), G. Storch (Frankfurt), B. R. Stuckenberg (Durban), H. Ulrich (Bonn), A. Wiktor (Wrozlaw).

Redaktionelle Mitarbeit: H. von Issendorff (Wachtberg).

Vom Band 42, 1991, erschienen

Heft 1	**(p. 1— 96)**	**11. April 1991**
Heft 2	**(p. 97—224)**	**24. Juli 1991**
Heft 3—4	**(p. 225—398)**	**30. November 1991**

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn 1, F. R. Germany
Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., Bonn
ISSN 0006—7172

Inhalt des 42. Bandes

Abade, A.; siehe Fernandes

Alberico, M. S.; siehe Giral

Alberico, M. S. & E. Velasco: Description of a new broad-nosed bat from Colombia ... 237

Alonso, M. R., F. C. Henríquez & M. Ibáñez: Nuevas especies de moluscos terrestres (Gastropoda, Pulmonata) de la isla de Alegranza (Archipiélago Canario) .. 325

Alvaré, L. M.; siehe Giral

Ansell, W. F. H.: The type locality of *Otomys angoniensis* Wroughton, 1906 17

Bischoff, W.; siehe Fritz

Böhme, W.; siehe Baig

Baig, K. J. & W. Böhme: Callous scalation in female agamid lizards (*Stellio* group of *Agama*) and its functional implications ... 275

Böhme, W. & N. J. Ščerbak: Ein neuer Wüstenrenner aus dem Hochland Afghanistans, *Eremias* (*Eremias*) *afghanistanica* sp. n. (Reptilia: Sauria: Lacertidae) 137

Boye, P.: Notes on the morphology, ecology and geographic origin of the Cyprus Long-eared hedgehog (*Hemiechinus auritus dorotheae*) ... 115

Carillo, J.; siehe Hernández

Cheylan, M.; siehe Fons

Clara, J. P.; siehe Fons

Coutinho, M.; siehe Fernandes

Creighton, G. K.; siehe Goodman

Delgado, G.; siehe Hernández

Dieterlen, F.: *Lemniscomys hoogstraali*, a new murid species from Sudan 11

Disney, R. H. L.: *Aenigmatistes* (Diptera: Phoridae), Aschiza with a ptilinum! ... 353

Dowsett, R. J.; siehe Ansell

Dutrillaux, D.; siehe Volobouev

Ehrl, A.; siehe Henle

Engels, H.; siehe Fernandes

Feddersen-Petersen, D.: The ontogeny of social play and agonistic behaviour in selected canid species ... 97

Fernandes, C., H. Engels, A. Abade & M. Coutinho: Zur genetischen und morphologischen Variabilität der Gattung *Apodemus* (Muridae) im Westen der Iberischen Halbinsel ... 261

Fons, R., H. Saint Girons, M. Salotti, M. Cheylan & J. P. Clara: Contribution à la faune herpétologique des Iles Méditerranéennes: Présence de la Couleuvre vipérine *Natrix maura* (Reptilia, Colubridae) en Corse ... 181

Fritz, B., W. Bischoff & J.-P. Fritz: Karyologische Untersuchungen an der Omaneidechse *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887 ... 67

Fritz, J.-P.; siehe Fritz, B.

Giral, G. E., M. S. Alberico & L. M. Alvaré: Reproduction and social organization in *Peropteryx kappleri* (Chiroptera, Emballonuridae) in Colombia 225

Goodman, S. M., G. K. Creighton & C. Raxworthy: The food habits of the Madagascar Long-eared Owl *Asio madagascariensis* in southeastern Madagascar 21

Groh, K.; siehe Hutterer

Henle, K. & A. Ehrl: Zur Reptilienfauna Perus nebst Beschreibung eines neuen *Anolis* (Iguanidae) und zweier neuer Schlangen (Colubridae) ... 143

Henríquez, F. C.; siehe Alonso

Hernández, E., G. Delgado, J. Carillo, M. Nogales & V. Quilis: A preliminary census and notes on the distribution of the Barbary Falcon (*Falco pelegrinoides* Temminck, 1829) in the Canary Islands ... 27

Höfling, E.: Etude comparative du crâne chez des Ramphastidae (Aves, Piciformes) 55

Hutterer, R.: Variation and evolution of the Sicilian shrew: Taxonomic conclusions and description of a possibly related species from the Pleistocene of Morocco (Mammalia: Soricidae) ... 241

Hutterer, R.: Zur Erinnerung an Ernst von Lehmann (1912—1991) 389
Hutterer, R. & K. Groh: Two new species of *Cryptella* (Gastropoda: Parmacellidae) from Lanzarote and Alegranza 339
Ibáñez, M.; siehe Alonso
Lantermann, W. & B. Wildschrei: Gefangenschaftsbeobachtungen zum Greifverhalten bei Amazonenpapageien (Amazonidae, Aratingidae) 47
Najt, J.; siehe Weiner
Nogales, M.; siehe Hernández
Ormerod, S. J.; siehe Tyler
Palmqvist, P.; siehe Vargas
Palomo, L. J.; siehe Vargas
Peris, S. J.: Zur Kenntnis der Hausmäuse der Insel Annobón, Äquatorial-Guinea . 271
Quilis, V.; siehe Hernández
Saint Girons, H.; siehe Fons
Salotti, M.; siehe Fons
Scerbak, N. J.; siehe Böhme
Schmitz, W.; siehe Speidel
Schmoll, A.: Der Schädel mitteleuropäischer Coregonen (Pisces: Salmonidae, *Coregonus*) 75
Schneider, H.; siehe Steinwarz
Sofianidou, Th. S. & V. Vohralík: Notes on the distribution of small mammals (Insectivora, Rodentia) in Epeirus, Greece 125
Speidel, W. & W. Schmitz: Eine neue Wachsmotte (Lep., Pyralidae, Galleriinae) aus der West-Paläarktis 217
Steinwarz, D. & H. Schneider: Distribution and bioacoustics of *Rana perezi* Seoane, 1885 (Amphibia, Anura, Ranidae) in Tunisia 283
Tranier, M.; siehe Volobouev
Tyler, S. J. & S. J. Ormerod: Aspects of the biology of Dippers *Cinclus cinclus minor* in the Atlas Mountains of Morocco outside the breeding season 35
Ulrich, H.: Two new genera of parathalassiine-like flies from South Africa (Diptera, Empidoidea) 187
Vargas, J. M., L. J. Palomo & P. Palmqvist: Reproduction of the Algerian mouse (*Mus spretus* Lataste, 1883) in the south of the Iberian Peninsula 1
Velasco, E.; see Alberico
Vierke, J.: Brutpflegestrategien bei Belontiiden (Pisces, Anabantoidei) 299
Vohralík, V.; siehe Sofianidou
Volobouev, V. T., M. Tranier & D. Dutrillaux: Chromosome evolution in the genus *Acomys*: chromosome banding analysis of *Acomys* cf. *dimidiatus* (Rodentia: Muridae) 253
Weiner, W. M. & J. Najt: Collembola Poduromorpha of South Africa 369
Wildschrei, B.; siehe Lantermann
Buchbesprechungen 93, 124, 136, 142, 223, 395

Verzeichnis der neuen Taxa im 42. Band

Mammalia: Phyllostomidae
- *Platyrrhinus* ***chocoensis*** n. sp. Alberico & Velasco 238

Mammalia: Soricidae
- †*Crocidura* ***maghrebiana*** n. sp. Hutterer 249
- *Crocidura sicula* ***aegatensis*** n. subsp. Hutterer 247
- *Crocidura sicula* ***calypso*** n. subsp. Hutterer 247

Mammalia: Muridae
- *Lemniscomys* ***hoogstraali*** n. sp. Dieterlen 11

Sauria: Iguanidae
- *Anolis* ***albimaculatus*** n. sp. Henle & Ehrl 151

Sauria: Lacertidae
- *Eremias* ***afghanistanica*** n. sp. Böhme & Scerbak 137

Serpentes: Colubridae
- *Atractus* ***paravertebralis*** n. sp. Henle & Ehrl 160
- *Liophis miliaris* ***intermedius*** n. subsp. Henle & Ehrl 163

Gastropoda: Parmacellidae
- *Cryptella* ***alegranzae*** n. sp. Hutterer & Groh 346
- *Cryptella* ***famarae*** n. sp. Hutterer & Groh 341

Gastropoda: Enidae
- *Napaeus* ***huttereri*** n. sp. Henríquez 327

Gastropoda: Helicidae
- *Hemicycla* ***flavistoma*** n. sp. Alonso & Ibáñez 332

Diptera: Dolichopodidae
- ***Amphithalassius*** n. g. Ulrich 200
- *Amphithalassius* ***latus*** n. sp. Ulrich 206
- *Amphithalassius* ***piricornis*** n. sp. Ulrich 203
- ***Plesiothalassius*** n. g. Ulrich 189
- *Plesiothalassius* ***flavus*** n. sp. Ulrich 198
- *Plesiothalassius* ***natalensis*** n. sp. Ulrich 194

Diptera: Phoridae
- *Aenigmatistes* ***londti*** n. sp. Disney 361

Lepidoptera: Pyralidae
- ***Pseudarenipses*** n. g. Speidel & Schmitz 217
- *Pseudarenipses* ***insularum*** n. sp. Speidel & Schmitz 219

Collembola: Hypogastruridae
- *Xenylla* ***capensis*** n. sp. Weiner & Najt 369

Collembola: Odontellidae
- *Odontella* (*Odontella*) ***sylvatica*** n. sp. Weiner & Najt 370

Collembola: Neanuridae
- *Brachystomella* ***coatesi*** n. sp. Weiner & Najt 372
- *Brachystomella* ***georgensis*** n. sp. Weiner & Najt 374
- ***Probrachystomellides*** n. gen. Weiner & Najt 376
- *Probrachystomellides* ***nicolaii*** n. sp. Weiner & Najt 376
- *Pseudachorutes* ***univesicatus*** n. sp. Weiner & Najt 380
- *Pseudachorutella* ***africana*** n. sp. Weiner & Najt 380

Collembola: Onychiuridae
- *Onychiurus* ***saasveldensis*** n. sp. Weiner & Najt 382

Errata

A number of misprints have been overlooked in the article by Th. S. Sofianidou & V. Vohralík: Notes on the distribution of small mammals (Insectivora, Rodentia) in Epeirus, Greece. Bonner zoologische Beiträge 42: 125—135. The corrected lines are given below.

Introduction, page 125, line 10:
The first data on small **mammals** of this region . . .

Page 131, chapter on *Apodemus sylvaticus*, last line:
reported even from **1700** m (Katara Pass — Peus 1964, Felten & Storch 1965)

Page 133, chapter on *Myocastor coypus*, line 4:
Note: The species originates from southern America. From the end of the **19th** century . . .

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
JUN 06 1991
LIBRARIES

Band 42, Heft 1, 1991 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 1	S. 1—10	Bonn, März 1991

Reproduction of the Algerian mouse (*Mus spretus* Lataste, 1883) in the south of the Iberian Peninsula

J. Mario Vargas, L. Javier Palomo & Paul Palmqvist

Abstract. The reproduction characteristics of *Mus spretus* in the south of the Iberian Peninsula were determined by analyzing 2067 specimens (1186 ♂, 881 ♀) trapped at monthly intervals during six years: March 1982—February 1988. *M. spretus* exhibits, in the study area, seasonal reproductive cycles with two well marked phases: a period of sexual inactivity in winter (November to January), with reduction in the size of testicles and seminal vesicles, and a period of sexual activity during the remaining months, with two phases of maximum activity: April—May and August—September. The females reach sexual maturity between 6—7 weeks, while the males mature from 8 weeks onwards. However, the season of birth seems to influence the age of maturity in both sexes. The average litter size was 5.3 ± 1.4 embryos. Moreover 1.57 % of embryos in different phases of reabsorption were found. Male sexual activity is positively correlated with both temperature and length of photoperiod. Female sexual activity is similarly modulated.

Key words. *Mus spretus*, reproduction, sexual activity, southern Spain.

Introduction

Research publications about the reproduction of *Mus spretus* in the wild are quite common, but most of them only refer to specific localities and to certain limited aspects of reproductive activity in the context of other material. Because of this, the information in the bibliography is fragmented (Bernard 1965; Fayard & Erome 1976; Sage 1981; Orsini et al. 1982; Carrascosa 1982; Alcover 1983). The lack of more complete information is due, in part, to the fact that for a long time, *M. spretus* was considered to be a subspecies of *Mus musculus* (L., 1758) (Thaler et al. 1981).

At the present time, only three works, Vargas et al. (1984, 1986) and Durán et al. (1987) describe the reproductive biology of males and females of *M. spretus* for at least one annual cycle. These authors studied several wild populations in different parts of the Iberian Peninsula. The present work reports and discusses the results of a six-year study in which a series of specimens of both sexes of *M. spretus* were captured monthly from a population in the south of Spain. The data collected was processed to generate a model which damps-out/smooths the observed interannual fluctuations displayed by some reproductive parameters; it also takes into account their range of variation.

While the results of this present work should be interpreted, in principle, as being linked to geographical distribution and although the populations of *M. spretus* are quite uniform phenetically and morphometrically (Palomo et al. 1983, 1985), biochemically (Bonhomme et al. 1984), or caryologically (Cano et al. 1984), this does not mean that the observed uniformity of these biological parameters necessarily extends to all the characteristics of the reproduction dynamics of a species (Durán et al. 1987).

Material and Methods

a) Study area. All the specimens of *M. spretus* analyzed were captured in the sugar cane fields at the mouth of the Guadalhorce river (36° 40' N and 4° 27' W) in the Málaga province (southern Spain). The bioclimate is medium-dry, Warm-Mediterranean (Rivas-Martínez 1984); rainfall is 469 mm and mean annual temperature, 18.5 °C. Information about the sugar cane plantations and the agricultural dynamics can be found in Grana & Olalla (1976).

b) Material analyzed. A total of 2067 specimens (1186 males and 881 females) were captured between March 1982 and February 1988 (Table 1).

c) Assessment of relative age. The relative ages of the animals were determined by inspecting the successive coats and moults displayed by the animals throughout their life and the images of the upper molar wear, using the criteria of España et al. (1985) to establish eight relative-age classes (A-H).

d) Assessment of sexual state. The criteria of sexual state of the male animals were: the presence or absence of external, descended testicles, testicular length (TL) and the length of seminal vesicle (VL), the finding of spermatozoa in the reproductive tract following staining with Diff-Quick (Gosálbez et al. 1979) and also histological analysis of the gonads. For the females, the criteria were: presence or absence of embryos and placental scars, the degree of uterine development and irrigation, the development of mammary tissue and the histology of the ovaries.

e) Statistical analysis. Student's test and X^2 test were used to compare mean values and percentages; in one case, variance analysis was employed. Correlations were calculated from Pearson's correlation coefficient (Sokal & Rohlf 1969).

An analysis of autocorrelation (Davis 1973) was employed to determine whether the observed temporal variations of reproductive activity were periodical. A multiple regression analysis program from the S.P.S.S. statistical packet (Nie et al. 1975) was used to determine how much these variations might be due to climatic fluctuations occurring during the study period. The considered variables were: monthly average temperature and monthly average relative moisture at 7.00, 13.00 and 18.00 h., total monthly rainfall in mm, number of rainy days per month and total monthly evaporation.

Table 1: Monthly distribution of *Mus spretus* captured during the six years of study: March 1982 — February 1988.

	1982		1983		1984		1985		1986		1987		1988		T	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
J			47	32	27	19	18	23	24	18	11	8	11	5	138	105
F			28	15	15	19	17	14	15	7	20	14	14	3	109	72
M	13	9	22	9	13	3	15	12	16	9	9	9			88	51
A	22	13	9	11	13	12	18	17	35	22	5	5			102	80
M	13	6	16	13	13	6	14	10	20	18	6	12			82	65
J	2	2	9	9	12	8	31	24	15	11	13	12			82	66
J	18	11	8	12	8	12	25	23	13	12	14	11			86	81
A	16	19	12	8	13	12	13	6	10	11	19	9			83	55
S	25	11	9	14	11	8	11	13	3	3	12	9			71	58
O	59	27	13	9	13	20	10	11	9	7	11	14			115	88
N	37	17	13	17	9	21	39	17	14	5	10	9			122	86
D	33	23	19	9	10	11	20	14	9	7	17	10			108	74
T	238	128	205	158	157	151	231	184	183	130	147	122	25	8	1186	881

Results

The macro- and microscopic analyses of the gonads of both sexes revealed that the youngest males with demonstrable reproductive capacity belonged to the relative-age class C ($TL \geqq 6.0$ mm; $VL \geqq 4.5$ mm; with mature spermatozoa). On the other hand, females developed reproductive capacity much earlier, as is shown by the capture of 2 pregnant animals and another 2 with uteri showing placental scars, all in relative-age class B. However, in class C, the percentage of sexually active captured females (18.2 %; $n = 88$) is smaller than that of sexually active males (49.0 %; $n = 108$) ($t = 6.39$; $p < 0.001$) because the males, once sexually mature, are constantly active during the breeding season, while the females are subject to the œstrus cycle and have alternate periods of sexual activity and inactivity. Both sexes reach puberty from age B, this period is shorter in the females, however whether birth occurs early or late in the breeding season appears to be an important factor.

Throughout the six years of the survey 193 gestating females with 1068 visible embryos were examined. The average litter size was 5.53 ±1.37 embryos (range: 2 — 10; mode: 5) excluding reabsorbed embryos. The interannual variations of the average litter size are of overall significance ($F = 18.13$; $p < 0.01$). The annual averages are shown in Table 2.

It was shown that there is a correlation between litter size and weight of the female ($r = 0.35$; $p < 0.001$) and between litter size and the size (head and body length) of the female ($r = 0{,}26$; $p < 0.01$). At the same time, the average number of embryos per litter increased with the age of the females, as shown in Table 3, because it appears to depend, in part, on the number of previous litters, that is to say, that the multiparas tend to produce larger sized litters than primiparas and litter-size increases with the number of previous gestations. The decrease observed for relative-age class H was attributed to the senility of these females. Inspection of figure 1 shows that the largest sized litters were produced in April and May and correspond largely to the F, G and H relative-age classes. From August to October, inclusive, a considerable part of the reproductive females are animals born that year and are producing litters for the first time; this explains the smaller litter sizes in comparison with those of the April—May period. In all cases, the implantation of embryos was equally distributed between both uterine horns ($\bar{x}$ left uterine horn $= 2.8$; $\bar{x}$ right uterine horn $= 2.7$; $X^2 = 0.18$; $p > 0.05$).

Table 2: Interannual variations of the mean litter size.

Cycle	n	$\bar{x}$	s
1	26	5,00	0.98
2	30	6,30	1,26
3	31	5,70	1,65
4	39	5,60	1,18
5	39	5,40	1,44
6	28	5,10	1,27

Table 3: Variation in mean litter size in relation to female age class.

Age class	n	$\bar{x}$	s
B	2	4,50	0,71
C	2	4,50	0,71
D	22	5,18	0,90
E	61	5,36	1,21
F	57	5,53	1,36
G	34	6,50	1,54
H	10	5,70	1,49

Seventeen embryos were observed in different stages of reabsorption; this represents 1.57 % of the total embryos studied. In 13 of these cases, the reabsorption was simple, however, one animal presented multiple reabsorptions (2 embryos in the left uterine horn and 2 in the right). The embryos being reabsorbed were equally distributed between the two uterine horns ($X^2 = 0.52$; $p > 0.05$) and the smallest litters appeared to be affected as much as the largest and both more affected than intermediated ones (Table 4). This variation in reabsorption rate can suggest that females with very small litters are physiologically affected individuals, as indicated also by the small numbers of embryos implanted, while females with a large number of implants are apparently incapable of nourishing such a large set. These results agree with those found by Pelikan (1981) in *Mus musculus.* The average number of embryos in those litters showing reabsorption is 6.00 ±1.52, a value which was not significantly different from that already mentioned for normal litters ($t = 0.48$; $p > 0.05$). The females with embryonic reabsorption showed the following distribution by relative-age classes: D (n=2); E (n=4); F (n=3) and G (n=4).

Table 4: Reabsorption rate in relation to number of implanted embryos.

Number of implanted embryos	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Sets examined	1	8	33	62	45	27	13	3	1
Sets affected of reabsorption	0	1	1	3	3	5	0	1	0
% sets affected	0	12,5	3,0	4,8	6,6	18,5	0	33,3	0
Embryos examined	2	24	132	310	270	189	104	27	10
% embryos resorbed	0	4,2	0,8	1,0	1,1	4,2	0	3,7	0

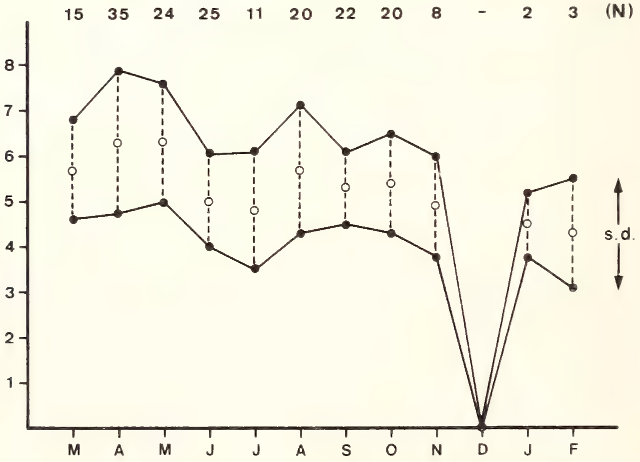


Fig. 1: Monthly variation of the mean size of the litters throughout the annual cycle. N = number of gestating females analyzed; s. d. = standard deviation.

The analysis of autocorrelation of the monthly percentages of the sexually active males and females confirmed the cyclic character of the reproductive activity of *M. spretus*. The values obtained in the autocorrelogram show a succession of reproductive cycles for both sexes with an annual rhythm that is maintained for 3 years in the males, and for 4 years in the females ($p < 0.05$; Fig. 2). Other significant values of autocorrelation, although of negative sign, and 6 months out-of-phase with the previous ones, were detected for the first 4 cycles in males, and only in the first cycle in females (see Fig. 2). This reflects the existence of an annual phase of generalized sexual activity and another of rest. It should be mentioned that the percentages of active males and females throughout the year are closely correlated ($r = 0.93$; $p < 0.001$). Figure 3 displays the duration and intensity of the reproductive period throughout the annual cycle.

The multiple regression function between the percentages of sexually active males and the climatic variables is statistically significant ($R = 0.74$; $p < 0.001$). Inspection of the magnitude and sign of the standardized partial regression coefficients for the climatic variables shows that the mean monthly temperatures at 18.00 and 13.00 hours are the most important values for predicting the monthly percentage of sexually active males. In the first case, the coefficient is positive; in the second, it is negative. This result is a mathematical contradiction (the sexual activity of the males is positively correlated with both temperatures) and should be interpreted as being due to the fact that the sexual activity of the males increases with the quotient

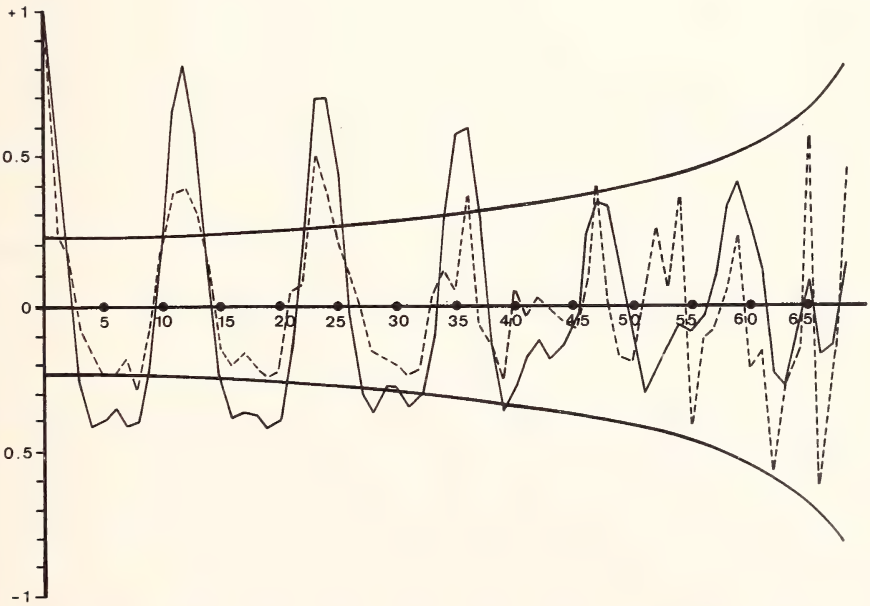


Fig. 2: Autocorrelogram of the relative monthly frequencies of the sexual active ♂ (continuous line) and ♀ (dotted line). The symmetrical curve indicates the confidence level $p < 0.05$.

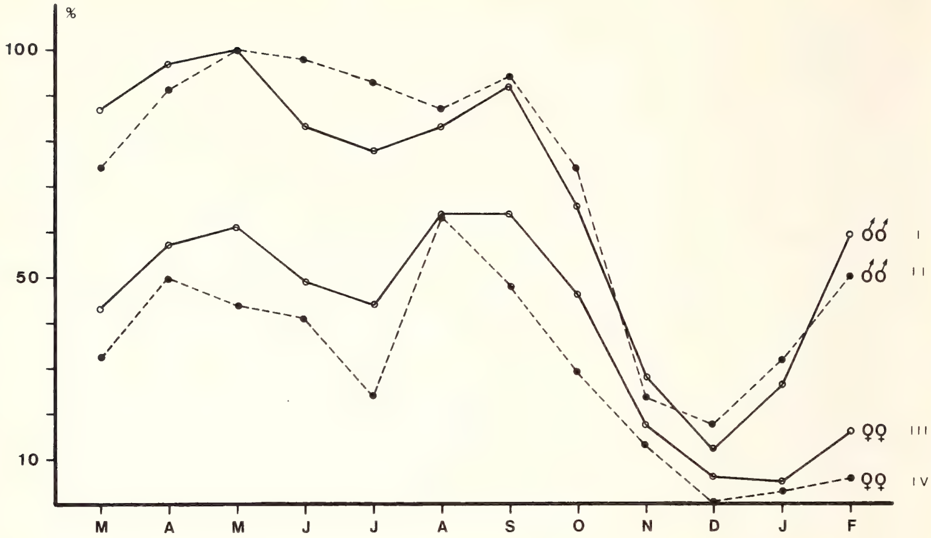


Fig. 3: Characterization of the sexual state of the ♂ and ♀ throughout the annual cycle. I: sexually active ♂; II: ♂ with descended testicles; III: sexually active ♀; IV: gestating ♀.

T18h/T13h; possibly, this is because the quotient is also related to the length of the photoperiod.

For the females, the correlation established between sexual activity and the climatic variables parallels that of the males, but the values are lower. In agreement with the multiple regression function, which is also statistically significant ($R=0.53$; $p < 0.001$), the sexual activity of the females increases with the quotient T18h/(T7h x T13h).

For male sexual activity, the variance expressed by the regression function is much greater than the residuals ($F = 6.74$; $p < 0.01$), while the value of this coefficient of variance for the females is clearly lower ($F = 2.18$; $p < 0.05$). This means that male sexual activity is more related than that of females with environmental variations.

Discussion

Sexual maturity is reached earlier in *M. spretus* females than in males. Pelikan (1981) and Rowe et al. (1983) make similar observations about the congeneric species *M. musculus* and Durán & Sans-Coma (1986) partially confirm this characteristic for Algerian Mouse after carrying out histological analyses of ovaries. In absolute terms, the females that mature earliest can conceive and bear young from the sixth or seventh week of life while no male of the species can fertilize a female before the eighth week (Palomo 1986). In any case, in each individual animal, the beginning of sexual maturity appears to depend on a complex of unique characteristics such as environmental and populational factors (Bronson & Rissman 1986). In fact, Vargas et al. (1984, 1986) studying *M. spretus*, show that the main determinant of the beginning of sexual activity in each animal is whether it was born early or late in the breeding season, as shown by Breakey (1963) for *M. musculus.*

The changes in litter size observed in different populations of *M. spretus*: $\overline{x} = 5.6$, $\overline{x} = 5{,}8$ (Sage 1981); $\overline{x} = 5.0$ (Durán et al. 1987) fall within the ranges of annual means described in this present work, in which the interannual variability showed significant differences that suggest they are widespread. It was not possible to compare these differences between different populations because only insufficient data about other populations in other areas was available. However, there have been many other attempts to determine if the litter-sizes of other rodents vary and why; a number of researchers (Niethammer 1972; Innes 1978; Bronson 1979; Pelikan 1981; Cassaing 1982; Rowe et al. 1983; Zejda & Pelikan 1984; Myers et al. 1985; Perrin 1986) have suggested multi-factorial influence.

In the five-month period October—February the testicles and seminal vesicles of the males decrease in size ($r = 0.97$; $p < 0.001$) (for comparison with other rodent species see Saint-Girons 1967; Huminski 1969; Claude 1970; Martinet 1972; Gosálbez & Sans-Coma 1976; Sans-Coma & Gosálbez 1976; Craven & Clarke 1982; Conte 1986; Zamorano et al. 1987; Ventura 1988). However, in this same period, the numbers of spermatozoa, even in the reduced-size testicles, did not vary significantly with the numbers found during the other months of the year. This finding coincides with that of Durán et al. (1987) for *M. spretus* and those of Berry (1970), López-Fuster (1978) and Ventura (1988) for other species of rodents, however, this should not be taken to be a general rule (Claude 1970; Conte 1986; Zamorano et al. 1987). It is highly probable, at least in the case of *M. spretus*, that the reduction in size of the testicles diminishes the amount of spermatozoa produced and the secretion of the hormones involved in spermatogenesis but does not necessarily imply a complete interruption of spermatogenesis.

Taken together, the relative characteristics of the reproductive biology of *M. spretus* in the south of the Iberian Peninsula may be considered to be a typical model of an essentially surface-living, non-commensal, nocturnal rodent of the Mediterranean region (Vargas et al. 1987). The reproductive cycle is markedly seasonal with an approximately three-month winter rest period (November—January) and two phases of maximum sexual activity spread over the remaining months, similar to the pattern described for other species of wild rodents (Laurie 1946; Breakey 1963; Saint-Girons 1967; Pelikan 1972, 1981; López-Fuster 1978; Conte 1986; Perrin 1986; Zamorano et al. 1987; Ventura 1988; Palomo et al. 1989.).

The interannual variations detected in the durations and intensities of the reproductive cycles appear to be attributable mainly to the environmental conditions, in particular to the temperature. Sexual activity increases with the mean monthly temperature. For both sexes, although much more obvious for males, an absolute general increase of temperature during the summer months is not as essential as the elevation of evening-day to mid-day temperature in summer.

Acknowledgement

The authors wish to thank Prof. Dr. Valentín Sans Coma and Prof. Dr. Augustín Antúnez for their valuable collaboration during all the period of study, and Mr. David W. Schofield for translating the manuscript. This work was partially financed by DGICYT, PB86-0581-CO3-00.

Zusammenfassung

Es wurde eine Untersuchung über die Fortpflanzung der Heckenhausmaus, *Mus spretus*, im Süden der Iberischen Halbinsel durchgeführt. Insgesamt wurden 2067 (1186 ♂, 881 ♀) Exemplare analysiert. Die Mäuse wurden von März 1982 bis Februar 1988 in monatlichen Abständen gefangen. In der untersuchten *spretus*-Population dauert die Fortpflanzung meistens von Ende Februar bis Anfang November. Die Fortpflanzungsintensität erreicht die höchsten Werte im April—Mai und August—September. Im Winter gibt es eine Vermehrungspause, während der sogar die Hoden- aber auch die Samenbläschen-Länge zurückgeht. Die ♀ erreichen die Geschlechtsreife schon im Alter von 6—7 Wochen, die ♂ etwas später, d. h. ab der 8. Lebenswoche. Jedoch hängt die Erreichung der Fortpflanzungsfähigkeit bei ♀ und ♂ von der Jahreszeit der Geburt ab. Die durchschnittliche Embryonenzahl je Wurf beträgt 5.53 ±1.37. Es wurden 17 Embryonen-Resorptionsfälle festgestellt, d. h. 1.54 % in bezug auf die Gesamtanzahl der gefundenen Embryonen. Die Geschlechtstätigkeit der ♂ läßt sich gut sowohl mit der Temperatur als auch mit der Länge der Photoperiode korrelieren; die der ♀ scheint auch in Zusammenhang mit diesen Umweltfaktoren zu stehen.

References

Alcover, J. A. (1983): Contribució al coneixement dels mamífers de les Balears i Pitiüses: Carnivora, Rodentia. — Tesis Doctoral, Univ. Barcelona.

Bernard, J. (1965): Etude de populations de rongeurs dans les cultures de la vallée de la Medjerda. — Bull. Ec. Sup. d'Agr. Tunis 6: 41—87.

Berry, R. J. (1970): The natural history of the house mouse. — Fld. Stud. 3: 219—262.

Bonhomme, F., J. Catalan, J. Britton-Davidian, V. M. Chapman, K. Moriwaki, E. Nevo & L. Thaler (1984): Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus*. — Biochem. Genet. 22 (3/4): 275—303.

Breakey, D. R. (1963): The breeding season and age structure of feral house mouse populations near San Francisco Bay, California. — J. Mamm. 44 (2): 153—167.

Bronson, F. H. (1979): The reproductive ecology of the house mouse. — The Quarterly Review of Biology 54: 265—299.

Bronson, F. H. (1985): Mammalian reproduction: An ecological perspective. — Biol. Repr. 32: 126.

Bronson, F. H. & E. F. Rissman (1986): The Biology of Puberty. — Biol. Rev. 61: 157—195.

Cano, J., A. Pretel, R. Grandfils, J. M. Vargas & Sans-Coma (1984): Anzahl und Struktur der Chromosomen von *Mus spretus* Lataste, 1883 (Rodentia: Muridae) von der Iberischen Halbinsel. — Säugetierkdl. Mitt. 31: 161—169.

Carrascosa, M. C. (1982): Dinámica de poblaciones de *Mus spretus* Lataste (Rodentia, Mammalia) en el área de Cantoblanco (Madrid). — Tesis Licenciatura. Univ. Autónoma Madrid.

Cassaing, J. (1982): Les populations sauvages de souris du midi de la France (*Mus spretus* et *Mus musculus domesticus*): approche ethoecologique et consequences evolutives. — Thèse de Doctorat. Univ. Sciences et Techniques du Languedoc Montpellier.

Claude, C. (1970): Biometrie und Fortpflanzungsbiologie der Rötelmaus *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) auf verschiedenen Höhenstufen der Schweiz. — Rev. suisse Zool. 77: 435—480.

Conte, L. (1986): Estudio biológico de la rata común, *Rattus norvegicus* Berkenhout 1769 en el Delta del Ebro (Tarragona). — Tesis Licenciatura. Univ. Central Barcelona.

Craven, R. P. & J. R. Clarke (1982): Gonadotrophin levels in male voles (*Microtus agrestis*) reared in long and short photoperiods. — J. Reprod. Fert. 66: 709—714.

Davis, J. C. (1973): Statistics and data analysis in Geology. — John Wiley and sons, New York.

Durán, A. C., F. J. Camprodón, M. Cardo & V. Sans-Coma (1987): La reproducción de *Mus spretus* Lataste, 1883 en el N-NE de la Península Ibérica. — In: Mamíferos y Helmintos. Un volumen homenaje al Prof. Dr. Dr. Herman Kahmann en su 81 aniversario. Ed. Ketres, Barcelona. 111—120.

Durán, A. C. & V. Sans-Coma (1986): Geschlechsreife bei *Mus spretus* Lataste, 1883. — Z. Säugetierk. 51: 345—349.

España, M., L. J. Palomo, E. Zamorano & V. Sans-Coma (1985): Über Haarwechsel und Haarkleid von *Mus spretus* Lataste, 1883 aus Südspanien. — Spixiana 8: 1—16.

Fayard, A. & G. Erome (1976): *Mus musculus spretus* en Ardeche. — Mammalia 40: 689—690.

Gosálbez, J., M. J. López-Fuster & M. Durfort (1979): Ein neues Färbungsverfahren für Hodenzellen von Kleinsäugetieren. — Säugetierkdl. Mitt. 27: 303—305.

Gosálbez, J. & V. Sans-Coma (1976): Sobre el topillo rojo, *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780, en la región del Montseny (Cataluña, España). — Säugetierkdl. Mitt. 24: 12—18.

Grana, E. & L. Olalla (1976): El cultivo de la caña de azúcar en España. Descripción resumida de sus características y problemas. — Actes 26º Congreso Confederation Internationale des Betteraviers Europeens. Torremolinos (España). 31 mayo — 4 junio.

Huminski, S. (1969): Biomorphological studies on testes and male accessory glands in some species of the families Muridae and Microtidae found in Poland. — Zool. pol. 19: 213—225.

Innes, D. G. L. (1978): A reexamination of litter size in some North America microtines. — Can. J. Zool. 56 (7): 1488—1496.

Laurie, E. M. O. (1946): The reproduction of house mouse (*Mus musculus*) living in different environments. — Proc. Royal Society, B 133: 248—281.

López-Fuster, M. J. (1978): Sobre *Mus musculus* Linnaeus, 1758 en el Nordeste ibérico. — Tesis Licenciatura. Univ. Central Barcelona.

Martinet, L. (1972): Recherches sur les causes de la variation anuelles des populations du campagnols du Champs *Microtus arvalis*. — Thèse de Doctorat, Univ. Paris VI.

Myers, P., L. L. Master & R. A. Garret (1985): Ambient temperature and rainfall: an effect on sex ratio and litter size in deer mice. — J. Mamm. 66 (2): 289—298.

Nie, N. H., C. Hadlai Hull, J. G. Jenkins, K. Steinbrenner & D. H. Bent (1975): Statistical Package for the Social Sciences. — Mc Graw Hill, London, 675 pp.

Niethammer, J. (1972): Die Zahl der Mammae bei *Pitymys* und bei den Microtinen. —Bonn. zool. Beitr. 23: 49—60.

Orsini, P., J. Cassaing, J. M. Duplantier & H. Croset (1982): Premières donnés sur l'écologie des populations naturelles de souris, *Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Rutty dans le midi de la France. — Rev. Ecol. (Terre et Vie) 36: 312—336.

Palomo, L. J. (1986): Estudie descriptivo y cuantitativo de los pelajes y mudas del ratón moruno *Mus spretus* Lataste, 1883. — Tesis Doctoral, Univ. Málaga.

Palomo, L. J., A. Antúnez, C. Ibañez, J. M. Vargas & V. Sans-Coma (1985): Estudio taxonómico de *Mus spretus* Lataste, 1883 del norte de Marruecos. — Misc. Zool. 9: 367—374.

Palomo, L. J., M. España, M. J. López-Fuster, J. Gosálbez & V. Sans-Coma (1983): Sobre la variabilidad fenética y morfométrica de *Mus spretus* Lataste, 1883 en la Península Ibérica. — Misc. Zool. 7: 171—192.

Palomo, L. J., J. M. Vargas & A. Antúnez (1989): Reproduction de *Microtus* (*Pitymys*) *duodecimcostatus* (de Sélys-Longchamps, 1839) (Mammalia: Rodentia) dans le sud d'Espagne. — Vie et Milieu 39 (3/4): 153—158.

Pelikan, J. (1981): Patterns of reproduction in the House mouse. — Symp. zool. Soc. Lond. 47: 205—229.

Perrin, M. R. (1986): Some perspectives on the reproductive tactics of Southern African rodents. — Cimbebasia 8 (8): 63—77.

Rivas-Martínez, S. (1984): Pisos bioclimáticos de España. — Lazaroa 5: 33—43.

Rowe, F. P., T. Swinney & R. J. Quy (1983): Reproduction of the House mouse (*Mus musculus*) in farm buildings. — J. Zool. 199: 259—269.

Sage, R. D. (1981): Wild mice. — In: The Mouse in Biomedical Research. I. Academic Press, New York. 40—90.

Saint-Girons, M. C. (1967): Etude du genre *Apodemus* Kaup, 1829 en France (suite et fin). — Mammalia 31: 55—100.

Sans-Coma, V. & J. Gosálbez (1976): Sobre la reproducción de *Apodemus sylvaticus* L., 1758 en el nordeste ibérico. — Misc. Zool. 3: 227—233.

Sokal, R. R. & F. J. Rohlf (1969): Biometry. — W. H. Freeman and Company, San Francisco, 776 pp.

Thaler, L., F. Bonhomme, & J. Britton-Davidian (1981): Process of speciation and semispeciation in the House mouse. — Symp. zool. Soc. Lond. 47: 27—41.

Vargas, J. M., M. España, L. J. Palomo & V. Sans-Coma (1984): Über die Geschlechtstätigkeit der *Mus spretus* ♂♂ in Südspanien. — Z. angew. Zool. 71: 257—273.

Vargas, J. M., L. J. Palomo, M. España, A. C. Durán & V. Sans-Coma (1986): Über die Geschlechtstätigkeit der ♀♀ und die Populationsstruktur von *Mus spretus* Lataste, 1883 in Südspanien. — Z. angew. Zool. 73: 219—229.

Vargas, J. M., L. J. Palomo & A. Antúnez (1987): Ciclo diario de actividad de *Mus spretus* Lataste, 1883 en el sur de la Península Ibérica. — In: Mamíferos y Helmintos. Volumen homenaje al Prof. Dr. Dr. Hermann Kahmann en su 81 aniversario. Ed. Ketres, Barcelona. 121—130.

Ventura, J. (1988): Contribución al conocimiento del género *Arvicola* Lacépede, 1799, en el nordeste de la Península Ibérica. — Tesis Doctoral, Univ. Central Barcelona.

Zamorano, E., J. M. Vargas & L. J. Palomo (1987): Estrategias de la reproducción de *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 en el sur de la Península Ibérica. — In: Mamíferos y Helmintos. Volumen homenaje al Prof. Dr. Dr. Herman Kahmann en su 81 aniversario. Ed. Ketres, Barcelona. 99—110.

Zejda, J. & J. Pelikan (1984): Influence of radiation on the litter size of two microtine rodents. — Carnegie Mus. nat. hist. publ. 235—241.

Dr. L. Javier Palomo & Dr. J. Mario Vargas, Dept. Biología Animal, Fac. Ciencias, Univ. Málaga, 29071 Málaga, Spain. — Dr. Paul Palmqvist, Dept. Geología, Fac. Ciencias, Univ. Málaga, 29071, Málaga, Spain.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 1	S. 11—15	Bonn, März 1991

Lemniscomys hoogstraali, an new murid species from Sudan

F. Dieterlen

Abstract. *Lemniscomys hoogstraali* n. sp. is described from the eastern Upper Nile Province, Sudan. The new species is related to *L. barbarus* but differs in larger size, some skull characters and the pattern of dorsal stripes.

Key words. Mammalia, Muridae, *Lemniscomys*, new species, Sudan.

Introduction

Several years ago I began to prepare a comprehensive survey of the rodents occurring in the Sudanese Republic (Dieterlen & Rupp 1979, Dieterlen & Nikolaus 1985). In March 1988, while studying the Sudanese holdings of the National Museum of Natural History, Washington (USNM), I came across a large specimen of Striped grass mouse, genus *Lemniscomys*, with strongly contrasting stripes, resembling *Lemniscomys barbarus.* After a detailed comparison with further material at Stuttgart it became evident that the specimen in question belongs to an undescribed species.

The specimen was collected together with other small mammals in 1960/61 by the U.S. Naval Medical Research Unit No. 3 (NAMRU-3), led by Dr. Harry Hoogstraal. Later the collection was distributed to the museums of Washington and Chicago. The task of Hoogstraal's team was to study the epidemiology of Kala-Azar and in particular to collect data on the ecology, distribution and biting behaviour of *Phlebotomus* sandflies in the region of Malakal, Upper Nile Province.

Description

Lemniscomys hoogstraali n. sp.

Holotype: USNM 342078, skin and skull of adult ♂, collected by H. Hoogstraal (NAMRU-3) on 23 January 1961 at Paloich, Niayok, 12 miles N. (approx. 10°26' N, 32°33' E), Upper Nile Prov., Sudan. Collector's no. 13391.

Etymology: The new species is named in memory of Dr. Harry Hoogstraal, an eminent parasitologist and mammalogist who died in 1986. Among his numerous merits, his exploration of the mammals of Egypt may be mentioned as one example.

Diagnosis: Large species of the *Lemniscomys barbarus* group. Tail length small (101 % of head and body length); dorsal coloration rich in contrast and with broad blackish stripes; skull relatively large; incisive foramina ending anterior to M^1; zygomatic plate indented below.

Description: Pelage: The stripe pattern, the main character of the genus *Lemniscomys*, groups *L. hoogstraali* with *L. barbarus.* From the median black dorsal stripe outwards to both sides there are five light primary stripes which alternate with blackish ones. The longitudinal stripes become broader from dorsal to ventral. The blackish stripes are relatively broad and in their middle a very thin secondary light stripe is visible. These secondary stripes are clearest in the first bilateral pair of blackish stripes and become thinner and indistinct in the more ventral pairs. Five primary and four secondary stripes amount to nine light stripes in total.

L. hoogstraali differs from Sudanese *L. barbarus* by ligther primary stripes and more indistinct secondary stripes, thus increasing the effect of the black stripes and the general contrast (Fig. 1)[1].

The ventral pelage of *L. hoogstraali* is similar to *L. barbarus:* almost pure white but lacking the yellowish border line which is usually present in *L. barbarus.* In the coloration of the forefeet differences are most pronounced: they are whitish in *L. hoogstraali* but rusty to yellowish in *L. barbarus.* The same is true for the hindfeet and the tail basis which is reddish in *L. barbarus.* In both species the short hairs of the ear and the ear basis are rusty coloured.

The blackish colour of the median dorsal stripe continues in the bristles of the upper side of the tail nearly to its tip. In both species the blackish zone is bordered by a narrow stripe of reddish bristles in its proximal half. The ventral side of the tail carries light bristles, as in *L. barbarus.*

External and skull measurements and other characters: Compared to *L. barbarus* from tropical Africa the essential characters of *L. hoogstraali* are larger without overlap (Tab. 1). Important differences exist in the head and body length (127 mm in *hoogstraali* versus 105 in *barbarus*, tail length (101 % versus 120 %), and greatest skull length (31.9 versus 28.7; Fig. 2). The nominate from of *L. b. barbarus*, distributed from Tunisia to Morocco, is an exception, it is an isolated form which has been separated from its tropical relatives presumably for some thousands of years. According to data collected by Schröpfer (1982) and by Van der Straeten (in litt.) this form may be equal to *L. hoogstraali* in size. Average head and body length

Table 1: Measurements (in mm unless otherwise stated) of *Lemniscomys hoogstraali* and *L. barbarus* from Sudan (adults only).

Measurement	*L. hoogstraali* holotype	*L. barbarus* n = 12	
Head and body length	127	105	(94–118)
Tail length	128	126	(114–137)
Tail length in % of HBL	101	120	
Hindfoot length (incl. nail)	28	24.5	(23–26)
Ear length	16	15.3	(14–18)
Weight in g	–	40	(32–49)
Greatest length of skull	31.9	28.7	(27.6–29.6)
Interorbital constriction	5.0	4.4	(4.1–4.8)
Length of upper molar row	5.4	5.2	(5.1–5.4)
M^1-M^1	6.5	6.0	(5.6–6.3)
Width of M^1	1.66	1.63	(1.49–1.81)
Least width of zygomatic plate	3.96	3.90	(3.5–4.1)
Length of bulla	6.3	5.6	(5.1–6.1)
Width of braincase	13.1	12.4	(12.1–12.7)

---

[1] In the subspecies *L. b. albolineatus* from Kenya that contrast can be likewise strong. As a rare variation it may also occur in populations from other countries such as Ivory Coast or Uganda (USNM 165191 for example).

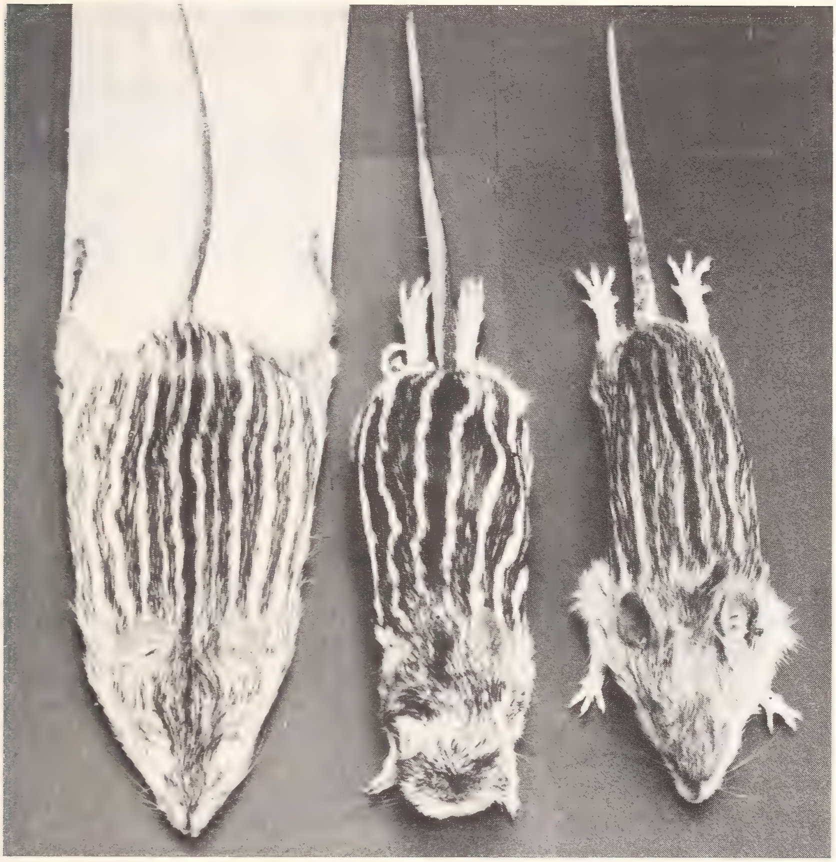


Fig. 1: The holotype skin of *Lemniscomys hoogstraali* (center) compared with two Sudanese *L. barbarus* from the Torit region (left) and from Jebel Marra (right).

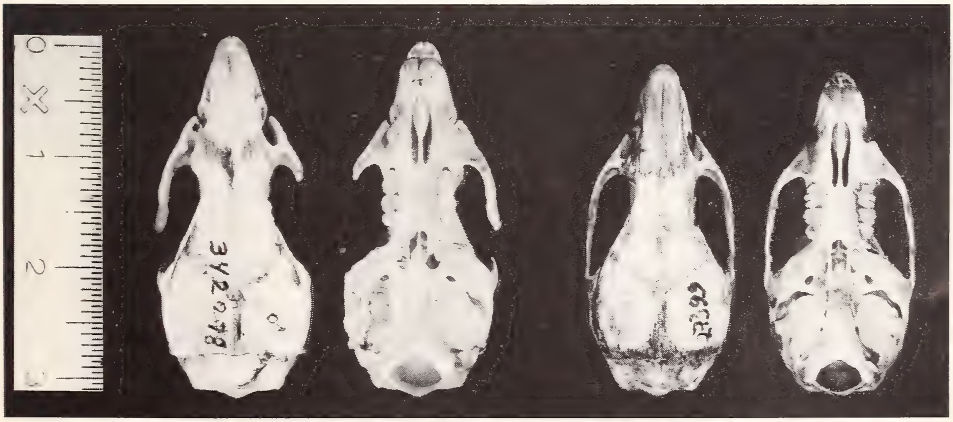


Fig. 2: Dorsal and ventral views of skulls of *Lemniscomys hoogstraali* (holotype, left) and *L. barbarus* (right).

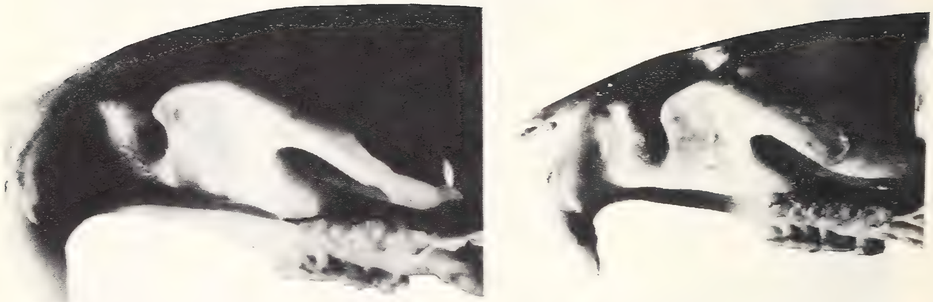


Fig. 3: Comparison of the zygomatic plate of *Lemniscomys hoogstraali* (holotype, left) and *L. barbarus* (right).

is 107 (n = 5), tail length 134, relative tail length 125 %, and greatest skull length 30.6. On the grounds of the large geographical distance and of evident morphological differences I do not think that both forms are closely related. Besides their length, the most important difference of the skulls is the extension of the incisive foramina (Fig. 2). In *L. hoogstraali* they end anteriorly to the anterior root of the first upper molar, while in *L. barbarus* they extend backwards to the first third of M^1. Another character is the form of the zygomatic plate in side view (Fig. 3): In *L. hoogstraali* its margin is markedly indented in its lower part while in *L. barbarus* it is straight or merely slightly indented. The position of the incisors is slightly ophistodont in *L. hoogstraali* and orthodont in *L. barbarus*. According to molar abrasion the holotype specimen of *L. hoogstraali* is adult to old adult. The cusp pattern is largely effaced so that no comparison can be made.

Locality information and ecology: The small mammal fauna of the Upper Nile Province and particularly the part east of the Nile up to the Ethiopian border is nearly unexplored. Larger collections, all made by members of NAMRU-3 in 1960/61, come from the areas of Malakal and Paloich which belong to the "Acacia Tall Grass Forest" vegetational division (Tothill 1948). The habitat north of Paloich, where the holotype was collected, was described by Hoogstraal et al. (1962) as "forested grassland" with *Acacia mellifera* and *Balanites aegyptiaca* and highgrass vegetation as the dominant elements.

Together with a specimen of *Lemniscomys barbarus* from Boing Doro the holotype of *L. hoogstraali* represents the only record of the genus *Lemniscomys* in the Upper Nile Province east of the river. Some two to three hundreds of rodents collected in the same region by the NAMRU-3 belong to *Acomys, Arvicanthis, Mastomys* and *Tatera*. In this sample and especially in the murids represented a strong darkening of the pelage can be noticed, particularly when compared with other geographical forms from the Sudan, e.g. in a series of *Acomys cineraceus*, the darkest of all Sudanese Spiny mice, and likewise in the form *luctuosus* of *Arvicanthis niloticus* and in a form of *Mastomys* resembling the Black rat *Rattus rattus*. It is interesting that *L. hoogstraali* is also the darkest form of the genus *Lemniscomys*. For the present I have no explanation for this phenomenon of pelage darkening in that region.

Discussion

On grounds of its striping pattern the new species can be integrated into the *Lemniscomys barbarus* group, which is different from other species groups (*striatus* and *griselda*) already studied in detail by Van der Straeten & Verheyen (1980). *L. hoogstraali* can clearly be separated from the tropical forms of *L. barbarus* by its considerable size. Its description as a new species seems therefore justified although only one specimen is available at present. Four species of *Lemniscomys* are now known from the territory of Sudan: *L. striatus, L. macculus, L. barbarus* and *L. hoogstraali.* The systematics, distribution and ecology of these species will be treated in detail in a forthcoming publication (Dieterlen & Nikolaus, in prep.).

Acknowledgements

I am indebted to Dr. Michael D. Carleton, Washington, for help in the collection of the USNM and for the loan of material. I thank Dr. Erik Van der Straeten for reading the manuscript and for important advice and criticism. For financial support of my 1988 trip to the United States I am indebted to the Smithsonian Institution, Washington, and the Deutsche Forschungsgemeinschaft, Bonn.

Zusammenfassung

Lemniscomys hoogstraali aus der östlichen Upper Nile Province im Sudan wird als neue Art beschrieben. Sie unterscheidet sich von der verwandten Streifenmaus *L. barbarus* vor allem durch beträchtliche Größe, einige Schädelmerkmale und durch ein anderes Streifungsmuster.

References

Dieterlen, F. & H. Rupp (1979): Erstnachweise von sechs Kleinsäugerarten für den Sudan. — African Small Mammal Newsl. 3: 12—15.

Dieterlen, F. & G. Nikolaus (1985): Zur Säugetierfauna des Sudan — weitere Erstnachweise und bemerkenswerte Funde. — Säugetierkdl. Mitt. 32: 205—209.

Hoogstraal, H., D. R. Dietlein & D. Heynemann (1962): Leishmaniasis in the Sudan Republic. 4. Preliminary observations on man-biting sandflies (Psychodidae: *Phlebotomus*) in certain Upper Nile endemic areas. — Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 56: 411—422.

Schröpfer, R. (1982): *Lemniscomys barbarus.* pp. 78—96 in Schröpfer, R. (ed.): 2. Exkursion in die tunesischen Steppen und Wüsten. — Interner Bericht der Universität Osnabrück.

Tothill, J. D., Ed. (1948): Agriculture in the Sudan. — Oxford University Press.

Van der Straeten, E. & W. N. Verheyen (1980): Relations biométriques dans le groupe spécifique *Lemniscomys striatus* (Mammalia, Muridae). — Mammalia 44: 73—82.

Dr. F. Dieterlen, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, 7000 Stuttgart 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 1	S. 17—19	Bonn, März 1991

The type locality of *Otomys angoniensis* Wroughton, 1906

W. F. H. Ansell & R. J. Dowsett

Abstract. The type locality of *Otomys angoniensis* Wroughton, 1906 has never been satisfactorily defined. Although it is not possible to be definite it seems most likely that it is the place today known as the Matipa Forest, Malawi in quarter degree square 0933-C-2.

Key words. Mammalia, Muridae, *Otomys angoniensis*, type locality, Malawi.

Ansell & Dowsett (1988: 101) were unable to trace the type locality of *Otomys irroratus angoniensis* Wroughton (currently regarded as a species, *O. angoniensis*), and we are still unable to settle the question definitely. The following, however, amplifies the footnote to page 101.

The label of the type specimen has **A. Sharpe Esq. C. B., B. C. Africa** and **Collector** printed on the obverse side, and written in ink are **2.1.6.22,** ***Otomys irroratus*** with ***irroratus*** crossed out and ***angoniensis*** **Wr.** added, also **Type** and a figure **33**. On the reverse side is written **Mkombui** with an indecipherable letter following the i (which is not dotted), ***Otomys irroratus*** and **HF 30, E. 21.**

The original description (Wroughton, 1906: 274) gave the locality as: M'Khombuie, B.C.A., *(Sir H. Johnston).* Alt. 8000', and Skead (1973: 106) wrote:

> "Kombe, Dedza, S. Angoniland, Malawi 1414/3422
> Syn. Mkombjuie; M'kombwe; Kombi; M'kombhuie;
> Mamm. *Otomys agoniensis* (sic), Wroughton, 1906.
> Bds. *Seicercus ruficapillus johnstoni*, Sclater, 1927."

The type locality of *Seicercus ruficapillus johnstoni* is clearly given in the original description as "Kombi, Masuka (sic) Range, north-west of Lake Nyasa at about 7000 ft." We have ascertained from the bird section of the British Museum (Natural History) that the label on the type specimen (Number 97.11.4.73) records the collector as A. Whyte, the date of collection as July 1896, and the locality as KOMBI (though the writing on the label is not very clear). Alternative names Kekombe, Khombwe, Komba, Kombe, and Kombo for the Matipa Forest were listed by us in our gazetteer (Ansell & Dowsett, 1988: 143) — we think it likely that they are no more than later misspellings of Kombi, itself now apparently no longer in use. "Kombe Forest, Masuku Range, 7000 feet" is the type locality of the squirrel *Paraxerus lucifer* (Thomas, 1897), the type specimen, BM 97.10.1.80, having also been collected by Whyte in July 1896. Whyte left the country some time after his journey to the north, his last recorded collecting site being Mount Malosa, near Zomba in 1896 (Thomas, 1898: 926).

The type series of *Otomys irroratus angoniensis* does not have any indication of the date of collection and neither do specimens of *Pelomys fallax* and *Dasymys incomtus* also attributed to M'Khombhuie. Thomas (1898: 935) mentioned specimens of *Otomys irroratus* (= *O. angoniensis*) collected by Whyte in June and July 1896 from only the Nyika Plateau, Fort Hill (= Chitipa) and Zomba, so Whyte evidently did not collect the type and paratypes of *Otomys angoniensis.* They were registered at the BM in 1902 among a series numbered 2.1.6.1 to 2.1.6.30 presented by Alfred Sharpe; while specimens 2.1.6.31, 2.1.6.33 and 2.1.6.34 immediately following were noted as having been collected by J. McClounie. Though the register could be clearer on the point it seems likely that the whole series 2.1.6.1 to 2.1.6.34 was collected by McClounie and presented by Sharpe. Wroughton (1906) attributed the specimens of *angoniensis*, as well as its synonym *nyikae*, described in the same paper, to Johnston but, while this was correct for *nyikae*, he overlooked Sharpe's name on the labels of the *angoniensis* series.

Lawrence and Loveridge (1953: 66—670) discussed the type locality of *O. angoniensis* and concluded, on the basis of information given by the late C. W. Benson, that it was unlikely to be in the Misuku area, but probably Kombe about 15 miles north-northeast of Dedza boma at an altitude of 5000 feet; or possibly Khombe near the shore of Lake Nyasa about 25 miles northeast of Dedza at 1600 feet. There is a Khombe (sic) at 14°09' S, 34°19' E, which is clearly one of the places indicated by Benson, though due north rather than northeast of Dedza. The National Atlas of Malawi (Survey Department, Government of Malawi, 1983) does not give any indication of a site of that name near the lake shore to the northeast of Dedza. The only other Khombe in the National Atlas is in the Mchinji District, 13°45' S, 32°59' E, altitude 1100 m, which clearly has no bearing on the type locality question. Skead (1973: 106) recorded 14°14' S, 34°22' E, as the co-ordinates for Kombe but this is the site of Kapesi. Clearly the Kombe at 14°09' S, 34°19' E, comes nearest to the indication given by Lawrence and Loveridge but, even allowing for the fact that many of the heights recorded in early accounts of Malawi were over-estimated, the discrepancy in altitude is much too great. The only place in "Angoniland" which comes anywhere near the 8000 feet mentioned in the original description of *O. angoniensis* would be Dedza Mountain, of which the summit is 2198 m (about 7200 feet). Although the species does occur on the mountain there is no reason whatever to connect it with "M'Khombuie".

While Skead (loc. cit.) must have been relying on Lawrence and Loveridge (1953: 66—67) as far as *Otomys angoniensis* is concerned, it is not at all clear why he associated the Dedza District with *Seicercus ruficapillus johnstoni* in view of the type locality given in the original description, as already mentioned above. On the other hand it seems reasonable to suppose that "M'Khombhuie", also Mkombjuie and M'kombwe, could be yet other obsolete synonyms for the present Matipa Forest notwithstanding Benson's rejection, of which see further below. McClounie may have collected the specimens of *Otomys angoniensis* there, though he took only two and a half days to reach Fort Hill (present day Chitipa) from Karonga, and his map (McClounie 1903: 425) shows Musuku Hill (sic) north of Fort Hill though not on his indicated route.

Allen (1939: 343), followed by Ellerman, Morrison-Scott and Hayman (1953: 309), added "Angoniland" to the description of the type locality, apparently with no other justification than the name "*angoniensis*" itself. It is also clear from Benson's letter to Loveridge (Lawrence and Loveridge 1953: 66—67) that it was the name which caused him to reject the Misuku area as the type locality. Prima facie this seems reasonable enough because the Misukus were not part of "Angoniland" even in the rather imprecise way the name was applied (Ansell & Dowsett 1988: 128). However, a possible explanation is that Wroughton, who did not know the country personally, gave the name *angoniensis* simply because at the time the administration was, or had recently been, engaged in military confrontation with the Angoni people. While this may appear somewhat tenuous, there is a parallel in the name *Scotophilus dinganii* (A. Smith, 1833) — the Zulu warrior chief can hardly have had anything to do personally with the discovery of the bat.

Although it is not possible to be definite about the type locality of *Otomys angoniensis*, we think that on balance it is probably the vicinity of the place today known as the Matipa Forest, in square 0933-C-2.

Zusammenfassung

Das Verbreitungsgebiet der Art *Otomys angoniensis* Wroughton, 1906 wurde nie zufriedenstellend definiert. Obwohl eine endgültige Zuordnung nicht möglich ist, ist es höchstwahrscheinlich das heute Matipa Forest (0933-6-2) genannte Gebiet in Malawi.

References

Allen, G. M. (1939): A check list of African mammals. — Bull. Mus. comp. Zool., Harvard 83: 1—763.

Ansell, W. F. H. & R. J. Dowsett (1988): Mammals of Malawi. — Trendrine Press, Zennor, St. Ives, Cornwall, U. K.

Ellerman, J. R., T. C. S. Morrison-Scott & R. W. Hayman (1953): Southern African Mammals. — British Museum (Natural History), London.

Lawrence, B. L. & A. Loveridge (1953): Zoological results of a fifth expedition to East Africa, I. Mammals from Nyasaland and Tete. — Bull. Mus. comp. Zool., Harvard 110 (1): 1—80.

McClounie, J. (1903): A journey across the Nyika Plateau. — Geogr. J. 22 (4): 423—437.

Skead, C. J. (1973): Zoo-Historical Gazetteer. — Ann. Cape Prov. Mus. 10: i—v, 1—259.

Thomas, O. (1898): On the Mammals obtained by Mr. A. Whyte in Nyasaland, and presented to the British Museum by Sir H. H. Johnston, K. C. B.; being a fifth Contribution to the Mammal-fauna of Nyasaland. — Proc. zool. Soc. London, for 1897: 925—939.

Wroughton, R. C. (1906): Notes on the genus *Otomys*, — Ann. Mag. nat. Hist. (ser. 7) 18: 264—278.

W. F. H. Ansell, Trendrine, Zennor, St. Ives, Cornwall, U. K.; R. J. Dowsett, Rue de Bois de Breux 194, B 4500 Jupille, Liège, Belgium.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 1	S. 21—26	Bonn, März 1991

The food habits of the Madagascar Long-eared Owl *Asio madagascariensis* in southeastern Madagascar

Steven M. Goodman, G. Ken Creighton & Christopher Raxworthy

Abstract. A collection of regurgitated pellets and food remains was found below an occupied roost of the Madagascar Long-eared Owl *Asio madagascariensis* in southeastern Madagascar. The owls are taking a wide variety of prey including insects, frogs (*Boophis*), geckos (*Uroplatus*), birds (*Eurystomus*, *Hypsipetes*), bats (large *Hipposideros*), rodents (*Eliurus* spp., *Rattus*), and lemurs (*Microcebus*). This is the first quantitative information on the food habits of this owl species.

Key words. Aves, Strigiformes, *Asio madagascariensis*, food choice, Madagascar.

Introduction

The Madagascar Long-eared Owl *Asio madagascariensis* is a widespread inhabitant of the eastern humid forest of Madagascar from sea-level to 1800 m (Rand 1936, Dee 1986). Delacour (1932) considered it rare, but this species may be overlooked due to its reclusive habits and consequently more common than currently realized. Little published information is available on the natural history of this species. The only known reference to its diet is Rand's (1936) statement that "three stomachs [were] examined [and] all contained remains of small mammals." It is for this reason that the analysis of food remains found below a Madagascar Long-eared Owl roost is of interest.

Study Area and Methods

From September 1989 to January 1990 we took part in a faunal survey of southeastern Madagascar. Between 26 and 30 December 1989 we worked in the Bezavona Forest, 7.5 km NNW of Tolagnaro (Fort Dauphin), 1.5 km NE of Nahampoana, 24°58'S, 46°58'E, approximately 75 m above sea-level. The Bezavona Forest is located at the southern end of the Vohimena range of the Anosyenne Mountain chain and the vegetation is typical of lower montane forest of the area (Paulian et al. 1973). On 27 December, while walking on a trail in the forest, SMG noted two Crested Drongos (*Dicrurus forficatus*), a Coral-billed Nuthatch Vanga (*Hypositta corallirostris*) and a Madagascar Bulbul (*Hypsipetes madagascariensis*) that were scolding two *Asio madagascariensis* roosting in a tree about 10 m above the forest floor.

The owls' perch was directly below the fronds of a large palm tree, which afforded them protection from the rain. Underneath the roost, on vegetation and the ground, was some white wash. Pellet remains, most of which had been dissolved, were found below the roost. In order to recover bone and other food remains, the ground within 5 m radius from the roost's center was partially cleared and excavated to a depth of about 5 cm. The site was revisited each day to collect fresh pellets until our departure on the 30th. During this period the two owls were always present during day light-hours.

Results

About 250 bones were recovered from the regurgitated remains on the ground below the roost. No partially eaten carcass was found at the site, and thus it would appear that the owls do not dismantle their prey at the roost. Paired elements of any taxon were separated and the largest number of elements from either the right or left side was considered the minimum number of individuals (MNI). The pellets were composed of the following:

- Class Insecta
  - Order Orthroptera
    - unidentified taxa (taxon) — two ovipositors (MNI = 2)
  - Order Odonata
    - unidentified taxon — wing and head (MNI = 1)
- Class Amphibia
  - Family Rhacophoridae
    - *Boophis* cf. *madagascariensis* — ilia, presacral vertebrae, radioulna, femur and tibiafibula (MNI = 2)
- Class Reptilia
  - Family Gekkonidae
    - *Uroplatus* cf. *sikorae* — maxillary, premaxillary, dentary, pelvic girdle and humerus (MNI = 2)
- Class Aves
  - Order Coraciiformes
    - *Eurystomus glaucurus* — manubrial portion of sternum, carpometacarpus, coracoid, tarsometatarsus, and proximal portion of scapula (MNI = 1)
  - Order Passeriformes
    - *Hypsipetes madagascariensis* — carpometacarpus and proximal half of ulna (MNI = 1)
- Class Mammalia
  - Order Chiroptera
    - *Hipposideros commersoni* — mostly intact skull (MNI = 1)
  - Order Rodentia
    - *Eliurus myoxinus webbi* — various cranial pieces and fragments (MNI = 6)
    - *Eliurus minor* — various cranial pieces and fragments (MNI = 3)
    - *Rattus rattus* — various cranial pieces and fragments (MNI = 6)
  - Order Primates
    - *Microcebus rufus* — set of matching mandibles, portion of maxilla with cheek teeth, three right and one left humeri, pair ulnae, and one left tibia (MNI = 3)

The roost was about ¾ km ground distance and 40 m altitudinal distance from the lower limit of the forest, below which were small villages, agricultural plots, and fallow fields. The forest condition in the vicinity of the owl roost was in a mixed state. Sections remained intact, particularly on the higher slopes, while other portions had been completely deforested. About ¼ km from the roost was a cleared patch of about one hectare planted with cassava. The forest still contained a number of bird species characteristic of intact eastern humid forest: *Mesitornis unicolor*,

Table 1: Vertebrate remains identified from *Asio madagascariensis* food remains.

	MNI[1]	% total individuals	average mass in grams (n)[2]	% total biomass
Amphibians				
Boophis cf. *madagascariensis*	2	8	17.5 (5)	2.0
Reptiles				
Uroplatus cf. *sikorae*	2	8	29 (1)	3.3
Birds				
Eurystomus glaucurus	1	4	147 (3)	8.0
Hypsipetes madagascariensis	1	4	47 (20)	2.7
Σ birds	2	8	94.5	10.7
Mammals				
Hipposideros commersoni	1	4	49 (2)	2.8
Eliurus myoxinus	6	24	82.3 (25)	27.9
Eliurus minor	3	12	33.8 (23)	5.7
Rattus rattus	6	24	109.5 (8)	37.1
Microcebus cf. *rufus*	3	12	~63	10.7
Σ mammals	19	76	78.4	84.2
Σ all vertebrates	25		70.9	

[1] MNI = Minimum number of individuals.

[2] All masses are tabulated from our own unpublished data with the exception of *Eurystomus* (Benson et al. 1976) and *Microcebus* (Petter et al. 1977).

Coua caerulea, *C. reynaudii*, *Mystacornis crossleyi* and *Calicalicus madagascariensis*. Both *Eurystomus* and *Hypsipetes*, the birds recovered from the food remains, are locally common in the Bezavona Forest. Other raptors noted within 2 km of the roost include: *Buteo brachypterus*, *Accipiter francesii*, *Falco newtoni*, and *Otus rutilus*.

The only large species of *Boophis* recorded in the Bezavona Forest was *madagascariensis*, and the bones recovered from the owl food remains closely match those of this frog. Two species of *Uroplatus* geckos have been recorded in the Anosyenne Mountain chain and nearby moist littoral forest, *U. fimbriatus* and *U. sikorae*. Only *sikorae* was collected at Bezavona, and the size of the mandibles fits well with the adult size of this species. *U. fimbriatus* is almost twice as large as *sikorae* (Bauer & Russel 1989). *Boophis madagascariensis* and *Uroplatus sikorae* represent the largest nocturnal arboreal frog and gecko collected at Bezavona.

The two species of *Eliurus* identified from the remains are typical inhabitants of the eastern forests of Madagascar. Both species are nocturnal and scansorial in habits and forage both on the ground and in the lower vegetation strata of the forest. *E. minor* is characteristic of montane wet forest habitats below about 2000 m. *E. myoxinus webbi* is common in moist littoral forests and montane forests below 800 m. Both species coexist with introduced *Rattus* in disturbed and natural forest fragments throughout southeastern Madagascar. *Hipposideros commersoni* was found during the survey in lowland moist forest, where it was captured in mist nets set over or near streams under a closed forest canopy.

Martin (1973) found *Microcebus rufus* inhabiting the lowland montane forest in the general vicinity of the owl roost and *M. murinus* in the littoral forest a few km away. Thus, it is presumed that the lemur bones recovered from the owl food remains are referable to *M. rufus*. We found this strictly nocturnal lemur to be locally common in the Bezavona Forest. These bone remains are apparently the first documented case of predation on *Microcebus* by a bird of prey.

Discussion

There are two other known records of *Asio madagascariensis* in southeastern Madagascar. An undated specimen collected in the Tolagnaro (Fort Dauphin) area is housed in the British Museum (Natural History), Tring (reg. no. 1891.10.22.1). A single individual was observed on 18 and 19 October 1989 in moist littoral forest about 1.5 km NW of Manafiafy (St. Luce), 24°47'S, 47°12'E (pers. obs.).

Asio madagascariensis is regarded by some authorities as an allospecies of *A. otus* (e. g. Mayr & Short 1970). The latter species is widely distributed across the Holarctic and also has breeding populations, which are variously treated as subspecifically or specifically distinct, on the Canary Islands, in the Ethiopian Highlands, and mountainous areas of central and east Africa. The food habits of some of these populations have been investigated.

Marti (1976) summarized several dietary studies of North American *A. otus*. Of the total of 23,888 prey items identified, small mammals made up on average 98.2 % & 98.3 % and birds 1.7 % & 1.7 % of the total prey and biomass taken (respectively). Czarnecki (1956) tabulated diet information of this species from central Europe and of 122,000 prey items identified, small mammals made up 91.8 % and birds 8.1 %.

Dietary analyses from the African breeding populations of long-eared owls are not as detailed as those from the Holarctic. A collection of pellets of *A. (otus) abyssinicus* from the Mendebo-Araenna Mountains of south-central Ethiopia was analyzed by Yalden (1973). Only mammal bones were recovered from the remains. Carillo et al. (1989) summarized diet differences of the endemic *A. o. canariensis* on several Canary Islands. They found some variation in diet on the various islands and in different habitats, but in all cases mammals (introduced *Mus* and *Rattus*) constituted at least 92.8 % and birds up to 5.9 % of the biomass taken by this owl.

Of the minimum 25 individual prey items identified from the *A. madagascariensis* pellets, 19 (76 %) were mammals, 2 (8 %) birds, 2 (8 %) reptiles and 2 (8 %) amphibians (Table 1). The total represented biomass of these four groups of animals was 84.2 %, 10.7 %, 3.3 % and 2.2 %, respectively. The most commonly hunted prey species were *Rattus rattus* and *Eliurus myoxinus webbi*, each representing 24 % of the total individuals taken and 37.1 % and 27.9 % of the total biomass. The largest prey was *Eurystomus glaucurus* (147 g), followed by *Rattus rattus* (109.5 g). The smallest identified vertebrate prey were *Boophis* (17.9 g) and *Uroplatus* (29 g).

The overall average mass of vertebrate prey was 70.9 g, for mammals 78.4 g and birds 94.5 g. This is similar to the average mammalian prey mass of 84 g calculated for *A. abyssinicus* (Yalden 1973), but nearly twice as heavy as the average mammalian prey mass of 37.0 and 32.2 g taken by *A. otus* in North America and Europe (respectively) (Marti 1976). These owls geographically vary in size: the wing of four female *A. abyssinicus* average 356.5 mm, one female *A. madagascariensis* measures 284 mm, and 12 female mid-European *A. otus* average 296 mm (Benson et al. 1976, Fry et al.

1988, specimens in British Museum [Natural History] and Field Museum of Natural History). Body size of these owls is a poor predictor of the size of prey selected by the different populations. *A. madagascariensis* and *A. abyssinicus* take proportionally heavier prey than Holarctic *A. otus*. Moreover, *A. madagascariensis* is only about 80 % the size of *A. abyssinicus* but is catching prey of nearly comparable mass. The masses of the different prey species taken by *A. madagascariensis* ranged from 17.5 to 142 g and by *A. abyssinicus* from 13 to 200 g (Yalden 1973).

On the basis of the material analyzed herein, *A. madagascariensis* living in the southern portion of the eastern humid forest of Madagascar are feeding predominantly on small mammals, namely bats, rodents and lemurs. Birds, reptiles, amphibians and insects made up a small proportion of the diet.

Acknowledgements

We are grateful to P. Colston, British Museum (Natural History), for allowing SMG access to specimens in that collection. T. S. Schulenberg provided comments on an earlier version of this paper.

Zusammenfassung

Es wird über das Beutespektrum der Madagaskar-Waldohreule in Südost-Madagaskar berichtet. Säuger bildeten 76 % der Gesamtzahl von Beuteresten, am häufigsten waren *Hipposideros commersoni*, *Eliurus myoxinus*, *Eliurus minor*, *Rattus rattus* und *Microcebus* cf. *rufus*. Vögel bildeten 8 % der Gesamtzahl von Beuteresten. Die zwei Ratten *Eliurus myoxinus* und *Rattus* machten 27.9 % beziehungsweise 37.1 % der Gesamtmasse an Wirbeltieren aus.

References

Bauer, A. M. & A. P. Russel (1989): A systematic review of the genus *Uroplatus* (Reptilia: Gekkonidae), with comments on its biology. — J. nat. Hist. 23: 169—203.

Benson, C. W., J. F. R. Colebrook-Robjent & A. Williams (1976): Contribution a l'ornithologie de Madagascar. — L'Oiseau et R.F.O. 46: 209—242.

Carrillo, J., M. Nogales, C. Delgado, & M. Marrero (1989): Preliminary data for a comparative study of the feeding habits of *Asio otus canariensis* on El Hierro and Gran Canaria, Canary Islands. — In: Meyburg, B.-U. & R. D. Chancellor (eds.): Raptors in the Modern World, 451—457. World Working Group on Birds of Prey and Owls, Berlin, London & Paris.

Czarnecki, Z. (1956): Obserwacje nad biologia sowy uszatej (*Asio otus otus* [L.]). — Prace Komisja Biol. Poznan 18: 1—42.

Dee, T. J. (1986): The endemic birds of Madagascar. — ICBP, Cambridge.

Delacour, J. (1932): Les oiseaux de la Mission Franco-Anglo-Américaine à Madagascar. — L'Oiseau et R.F.O. 2: 1—96.

Fry, C. H., S. Keith & E. K. Urban (1988): The birds of Africa. Vol. 3. — Academic Press, London.

Marti, C. D. (1976): A review of prey selection by the Long-eared Owl. — Condor 78: 331—336.

Martin, R. D. (1973): A review of the behaviour and ecology of the Lesser Mouse Lemur (*Microcebus murinus* J. F. Miller 1777). — In: Michael, R. P. & J. H. Crook (eds.): Comparative Ecology and Behaviour of Primates, 1—68. Academic Press, London.

Mayr, E. & L. L. Short (1970): Species taxa of North American birds. — Publ. Nuttall Ornith. Club, no. 9.

Paulian, R., Ch. Blanc, J.-L. Guillaumet, J.-M. Betsch, P. Griveaud & A. Peyrieras (1973): Étude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. II Les chaînes Anosyennes. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux. — Bull. Mus. natn. Hist. nat., Écol. gén., third series, 118: 1—40.

Petter, J.-J., R. Albignac & Y. Rumpler (1977): Faune de Madagascar. 44: Mammifères Lémuriens (Primates Prosimiens). — ORSTOM/CNRS, Paris.

Rand, A. L. (1936): The distribution and habits of Madagascar birds. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. 72: 143—499.

Yalden, D. W. (1973): Prey of the Abyssinian Long-eared Owl *Asio abyssinicus*. — Ibis 115: 605—606.

Steven M. Goodman, Field Museum of Natural History, Roosevelt Road at Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, U. S. A. — G. Ken Creighton, Division of Mammals, U. S. National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C. 20560, U. S. A. — Christopher Raxworthy, Museum of Zoology, The University of Michigan, Ann Arbor, Michigan 48109, U. S. A.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 1	S. 27—34	Bonn, März 1991

A preliminary census and notes on the distribution of the Barbary Falcon (*Falco pelegrinoides* Temminck, 1829) in the Canary Islands

Efraín Hernández, Guillermo Delgado, José Carrillo,
Manuel Nogales & Vicente Quilis

Abstract. As a result of an initial census of the Barbary Falcon in the Canary Islands that was carried out between 1987 and 1988, a total of seven pairs have been detected on the islands of Lanzarote and Fuerteventura. On the other hand, the species can be considered to have become extinct on Tenerife and Gran Canaria. Finally some breeding data are presented and the most important threat factors are analyzed.

Key words. Aves, Falconidae, *Falco pelegrinoides*, census, Canary Islands.

Introduction

The distribution range of the Barbary Falcon extends over subdesertic areas from the Canary Islands, the interior of Morocco, Tunisia, Algeria, Egypt and Israel to Afghanistan and the Gobi Desert in Asia.

For some authors the Barbary Falcon is simply a subspecies of the cosmopolitan Peregrine (Brosset 1986; Weick 1989) though in general, the majority assign it its own specific rank (Voous 1960; Vaurie 1965; Cramp & Simmons 1980; Cade 1982).

The criterion for segregation at the species level is based on the biometric and plumage differences together with the fact that the distribution area of both species overlaps in various localities with no hybrids having been detected. However, this argument cannot be regarded as being totally conclusive since a previously undescribed intermediate form, apparently restricted to the Atlantic coast of Morocco, has recently been detected (Brosset 1986).

Up to the present, the falcons inhabiting the Canary Islands have been treated as *Falco pelegrinoides*, a criterion which we share on the basis of our own observations, although it must be said that a detailed study is required to clarify correctly their taxonomic position.

Methods

Initial data regarding the status and distribution of the Barbary Falcon was obtained in the two year period 1987—88 during the course of a wider study of the Birds of Prey of the Canary Archipelago. This information has been complemented with new observations carried out during the springs of 1989 and 1990.

A team of 9 ornithologists originally prospected the most suitable areas in each of the seven main islands and the principal islets. The census methods employed were in accord with conventional techniques, such as fixed observation points and transects on foot. Furthermore, sectors of inaccessible coastline were surveyed by boat.

Results

Tenerife:
The Barbary Falcon was not observed on this island although data exists to testify that it was formerly present at least until the beginning of this century.

The oldest reference about the presence of falcons on Tenerife dates back to the 17th century and is due to Edmund Scory (Purchas 1626). He stated that the falcons on Tenerife were the "strongest and the best of all due to being of a bigger kind than the Barbary falcons". He further relates the odyssey of a locally bred bird that was taken to Andalucia (South of Spain) and which returned by its own means to Tenerife, covering 250 leagues (more than 1,000 km) in only 16 hours.

Later Reid (1887) refers to the possible extinction of these falcons and Meade-Waldo (1893) concludes that they do not nest on Tenerife.

The data available concerning *Falco pelegrinoides* on Tenerife is due to the Austrian ornithologist Rudolf von Thanner who captured two females in the south of the island. One of them, an adult bird, was captured on 30 November 1908 at Guyero-Vilaflor (probably Guayero) and the skin is now deposited in the Alexander Koenig Museum in Bonn (ZFMK A.11.15.f2.). In a paper published a year later, Thanner (1909) reports that this falcon was captured in a deep gorge (possibly Barranco del Rey or Barranco del Infierno in Adeje), where the local inhabitants stated that it nested.

The other specimen also comes from Vilaflor, where it was taken on 28 November 1917 and is stored in the American Museum of Natural History (Catalogue No 537293).

These are the only Barbary Falcons to be correctly identified on Tenerife. The remaining observations cited in the bibliography are, in our opinion, dubious. However there are two mounted specimens (♂ and ♀) in the Godiño Brother's Collection at La Laguna which, despite lacking identification labels, could have been obtained in the island between the end of the last century and the beginning of the present.

Martín (1987) gives a list of recent observations of falcons though the majority have not been identified at the species level and probably all refer to *F. peregrinus*, which is not rare in winter.

Gran Canaria:
Although some old references assumed that the Barbary Falcon nested on this island, conclusive proof is lacking and they should be treated cautiously. Bolle (1857) is the first author to comment on the falcons that bred in the epoch of Viera y Clavijo (a local naturalist and historian who lived between 1731 and 1813) on the cliff face of the Caldera de Bandama.

Several years later, Tristam (1889) observed a pair of falcons in the Barranco de la Virgen (Moya) during March 1888 with the following plumage characteristics: ". . . a much lighter russet than our ordinary Peregrine", and although he does not rule out the possibility that they were *Falco pelegrinoides*, neither does he confirm it. This same ornithologist caught a quick glimpse of another falcon between Agüimes and Tirajana.

On the other hand, Polatzek (1909) observed a bird in autumn that appeared to be a Barbary Falcon, and adds that this species could possibly nest on the cliffs

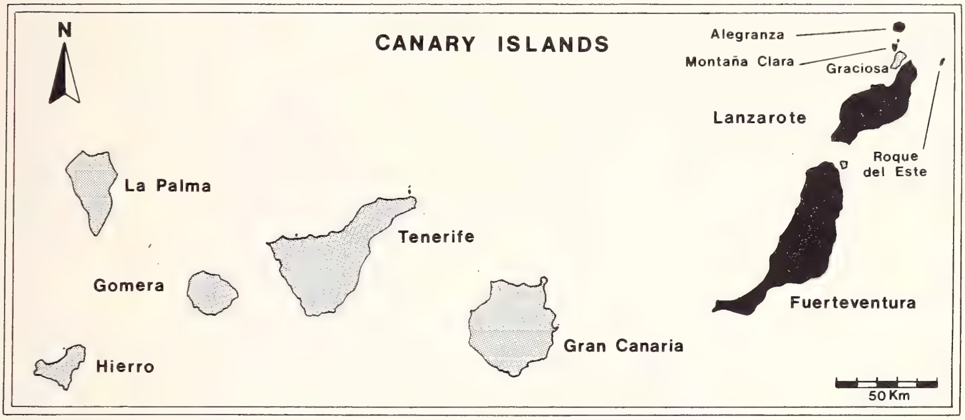


Fig. 1: Present distribution of Barbary Falcon in the Canary Islands shown in dark.

between San Nicolás and El Risco as well as at the Valle de Agaete and in the neighbourhood of Las Palmas, information which more than likely he obtained from the local inhabitants.

Thanner (1910) received only news from local people about a nest with chicks which he was unable to inspect.

Bannerman (1963) cites Barranco de Fataga and Barranco de La Aldea as nesting sites, though earlier (Bannerman 1922) he had not observed any birds on the island.

The most recent information is due to Pérez Chiscano (1969) who observed a pair of falcons at Tejeda which he supposes were *Falco pelegrinoides.*

As regards specimens present in collections, Cabrera (1893) mentions a Barbary Falcon in a museum at Las Palmas. However this could be an error, referring instead to one of the two birds seen in the same institution by Tristam (1889), who undoubtedly attributes them to *F. peregrinus* and furthermore states that they were obtained in the Barranco de La Virgen.

It is not known whether these specimens correspond to those mentioned by Thanner (1910) in the same collection, since he states that they were captured in the cathedral of Las Palmas and not in the Barranco de La Virgen. Moreover Thanner (1910) concludes that they could belong to a new species of falcon from Gran Canaria, however the skins have been lost.

Bearing in mind that Gran Canaria is an island relatively well-known ornithologically coupled with the fact that is has been highly degraded, it seems very unlikely that the Barbary Falcon still survives.

Fuerteventura:
The nesting of two pairs has been confirmed. One which is located on the Peninsula de Jandia, was observed on 8 May 1988 in company of two recently fledged young. The other pair which was found in the southeast of the island, was accompanied by at least one fledged chick on 13 May 1988.

The nesting of the Barbary Falcon on Fuerteventura was confirmed by Polatzek (1908) at the beginning of this century. However, at present the falcons seem to have disappeared from the various localities mentioned. For example Polatzek writes how in 1904 he shot four birds on the coastal cliffs to the NW of Chamotisfate[1], two of which fell into the sea and were lost. The other two are deposited in the collections of the AMNH (No 537296 ♂ captured on 22 June and No 537297 ♀ on 13 May).

The same author indicates the presence of another specimen further north, and reports the capture of a sixth individual on 27 June 1902 (although the locality is not given), which was sent to the Rothschild Museum in Tring (England) and is now in the AMNH collection (No 537295 ♂).

More recently, Phillips (1985) cites a bird seen on 27 February 1985 at Degollada de los Mojones, Jandia, and also mentions the sighting of a large falcon (possibly *Falco biarmicus* or *F. pelegrinoides*) in March of the same year at Tindaya. If both observations refer to Barbary Falcons, they may either represent non-breeding birds, or may belong to breeding pairs not discovered hitherto. In this latter context it should be mentioned that suitable areas exist on the Peninsula de Jandia that still have not been prospected adequately as is the case of the small coastal cliffs of the NW coast.

Lanzarote:
Three pairs have been detected in the extreme NE of the island. Numerous observations of falcons have been made in this sector ever since a pair, possibly nesting, was discovered in April 1979 (Shirt 1983).

The area in question offers unbeatable conditions for the species, consisting of a mountain chain with vertical walls up to 600 m high, stretching for 14 km in the extreme north of the island.

Two of the pairs mentioned successfully reared young during the two years we prospected the area (1988—89). The first was observed together with a fully fledged chick on 13 May 1988 and with two on 15 May 1989, while the second located only 3 km away, was observed on both occasions in company of two young. In addition a nest and several resting sites were located, all containing abundant remains of *Columba livia.*

A third pair was observed during both visits though with no indication of nesting. However due to the difficulty of prospecting the area occupied, the presence of young could easily have been overlooked.

The breeding of falcons on Lanzarote was first mentioned by Polatzek (1908) with a nest on the Famara Cliffs and another on the coastal cliffs in the south. This latter reference most probably refers to the area of Los Ajaches, a site which offers the best conditions. However this locality has been highly degraded within the last few decades with a great deal of human disturbance.

As regards specimens collected on the island, Polatzek (1908) managed to capture a female on 12 June 1904 (now in the AMNH with catalogue No 537298), while Ban-

---

[1] Chamotisfate, possibly a small hamlet inhabited up to the beginning of the century, does not figure on present day maps, although we have seen it marked on one from the nineteenth century, between Tindaya and Tefia (v. Coello 1849). The sector of coastline which Polatzek refers to is possibly the area between Esquinzo and Los Molinos.

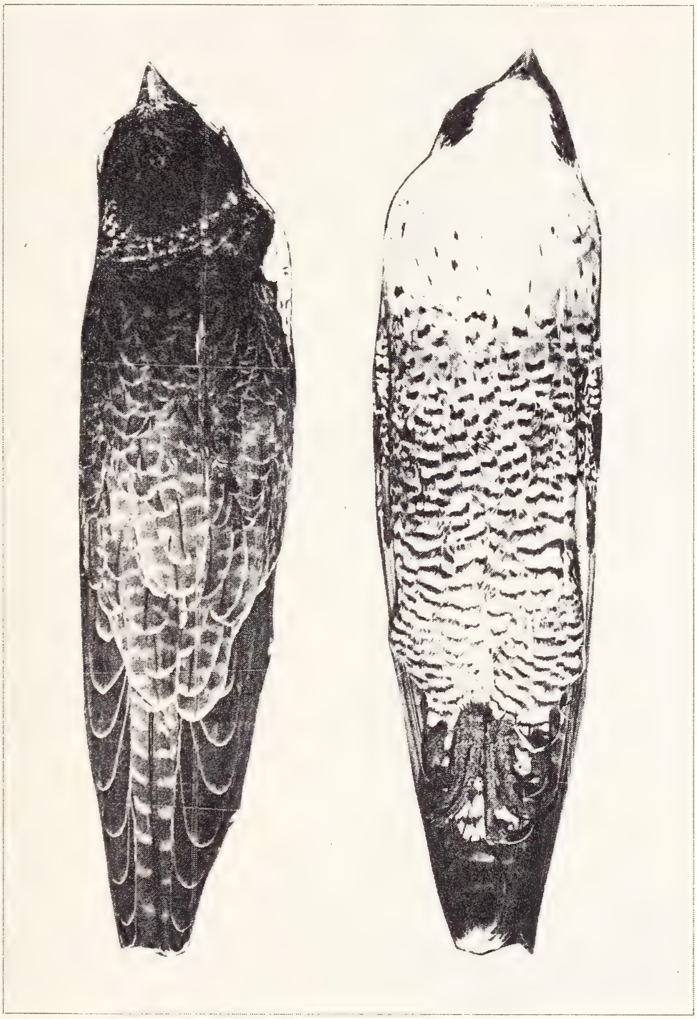


Fig. 2: Dorsal and ventral views of a Barbary Falcon female collected in Tenerife and deposited at the Museum Alexander Koenig in Bonn. (Photo courtesy Museum Koenig).

nerman (1914) mentioned that some individuals were present in a private collection at Arrecife. Moreover, this same author obtained a male that had been shot by a local ornithologist on 23 May 1913 at Teguise while pursuing pigeons. This falcon is deposited in the ornithological section of the British Museum at Tring with the following identification: BM 1913.10.22.193.

Montaña Clara:

A pair was observed in March, May and October 1987, always around the steep cliffs of the NW where most probably they nest. In addition on 3 May 1990, two birds showing breeding behaviour were observed.

Barbary Falcons have long been suspected to breed on Montaña Clara. In fact Polatzek (1908) mentioned the existance of a nest while Bannerman (1914) observed two birds that were probably nesting during his stay on the islet in June 1913.

Nevertheless, breeding in this small island of just 1.3 km² does not appear to be on a regular basis since during the course of a five day visit in May 1989 no falcons were seen.

The observation of an individual on Roque del Infierno (a small islet 800 m to the north) which is mentioned by Bannerman (1914), most probably corresponds to one of the birds from Montaña Clara.

Alegranza:
Lovegrove (1971) mentioned the presence of one or two pairs. His observations were made in August which is not the best time to discover these birds.

Within the last few years, the only precise record is that of an immature observed on 27 August 1983 (A. Martín pers. comm.). However on 5 May 1989 we located a pair that was apparently breeding while on 6 May 1990, the birds were located again in company of at least one fully fledged chick.

Roque del Este:
The Barbary Falcon has never been found nesting on this islet; it is rather small (0.06 km²) and far away from Lanzarote (11 km). However, birds have been observed; one on 10 March 1987 and two other ones on 22 October of the same year. Possibly they came from Lanzarote or the nearby islets to visit the rock in search of migrant birds. During a census of Eleonora's Falcon in September 1982, one of us (EH) observed several Turtle Doves and a large number of passerines in Roque del Este which could easily constitute a temporary food source for the Barbary Falcons.

Discussion

At the present time in the Canary Islands the Barbary Falcon is restricted exclusively to the eastern islands of Fuerteventura and Lanzarote and outlying islets. For reasons unknown, the species has become extinct on Tenerife and Gran Canaria during the course of the present century.

In the case of Tenerife on the basis of the comments made by Thanner (1910), the Barbary Falcon was limited to just a narrow sector of the south of the island that was dissected by very deep gorges (Vilaflor, Arico, Granadilla, San Miguel, Arona and Adeje). However, and in spite of the fact that this author lived in Vilaflor between 1902 and 1919, he was only able to capture two specimens.

On the other hand, it is surprising to find that none of the ornithologists who visited the island between the end of the last century and the beginning of the present observed the species. This would seem to suggest that the falcon was already very rare by this time as Bannerman (1963) points out.

The situation in Gran Canaria is equally enigmatic, since as with Tenerife, suitable habitat is present.

As regards La Gomera and El Hierro, no reliable data exist to verify its presence and although falcons have been occasionally observed, they have never been identified specifically.

While the Barbary Falcon has become extinct on Tenerife and highly probably so on Gran Canaria, it has suffered an important decline on Fuerteventura and Lanzarote, having disappeared from at least two localities since the turn of the century (Polatzek 1908). The abusive capture of specimens by the early collectors, (Polatzek alone took a total of 6 birds from both islands), must have had a negative impact on a population that presumably was not very numerous. However, the present day critical situation of this species could well be the result of the continuous impact of local hunters together with the human occupation of formerly inaccessible areas. The few remaining pairs are restricted to the most remote and steep localities of both islands where human interference is less than in any other area.

The reason why this raptor has disappeared from the central and not from the eastern islands is somewhat difficult to explain because apparently suitable habitat exists. A possible explanation could be the fact that Lanzarote and Fuerteventura are only 100 km from the African Continent, thereby receiving a more or less regular influx of individuals from Morocco. Furthermore another factor ist that the eastern islands represent the most important area in the Archipelago for birds on migration, which constitute an additional food supply for the falcons and at the same time, allow the establishment of a relatively high population density. Such is the case of the northeast of Lanzarote and nearby islets complex which harbour five pairs. Three are currently located in a 14 km stretch of coastal cliffs, and possibly the population was even higher before large areas were degraded with the installation of "miradores" (panoramic view points) and other constructions.

In spite of the fact that all the pairs detected are within the boundaries of officially declared protected areas, no management programmes of any kind have been put into action. In fact the situation of the falcons in Lanzarote can be regarded as critical. The increasing uncontrolled access of four-wheel drive vehicles along the cliff top and the practise of sports such as hang gliding, are severely threatening the survival of this species.

Acknowledgements

We would like to express our most sincere gratitude to the "Dirección General del Medio Ambiente del Gobierno de Canarias" for totally financing this study; Dr Rainer Hutterer of the Alexander Koenig Museum in Bonn, Mr Richard Sloss of the American Museum of Natural History, New York, and Dr Peter Colston of the ornithological section, British Museum, Tring, for kindly providing information regarding the falcons in their respective collections originating from the Canary Islands; Mr Stephan Scholz for informing us of his observations of the Barbary Falcon of Fuerteventura; Dr Aurelio Martín, La Laguna University, for revising and critically commenting on the manuscript, and finally Mr Antonio Godiño, La Laguna, for allowing us to handle and photograph the birds in his private collection.

References

Bannermann, D. A. (1914): An ornithological expedition to the Eastern Canary Islands. — Ibis 10 (2): 39—90 y 228—293.

Bannermann, D. A. (1922): The Canary Islands. Their History, Natural History and Scenery. — Gurney and Jackson, London. 365 p.

Bannermann, D. A. (1963): Birds of the Atlantic Islands. Vol. I. A History of the Birds of the Canary Islands and of the Salvajes. — Oliver & Boyd. Edinburgh & London. 358 pp.

Bolle, C. (1857): Mein zweiter Beitrag zur Vogelkunde der Canarischen Inseln. — J. Orn. 5: 258—292.

Brosset, A. (1986): Les populations du Faucon Pèlerin *Falco peregrinus* Gmelin en Afrique du Nord: un puzzle zoogéographique. — Alauda 54 (1): 1—14.

Cabrera, A. (1893): Catálogo de las aves del Archipiélago Canario. — Anal. Soc. Esp. Hist. Nat., 22: 1—70.

Cade, T. J. (1982): The Falcons of the World. — Collins Ltd. London. 188 pp.

Coello, F. (1849): Atlas de España y sus posesiones de ultramar. Canarias. — In: Madoz, P.: Diccionario geográfico-estadístico-histórico de España y sus posesiones de ultramar. (facsimile edition, 1986). 229 pp.

Cramp, S. & K. E. L. Simmons (Eds.) (1980): The Birds of the Western Palearctic. Vol. II. — Oxford University Press. 695 pp.

Lovegrove, R. (1971): B. O. U. supported expedition to northeast Canary Island. — Ibis 113 (2): 269—272.

Martín, A. (1987): Atlas de las aves nidificantes en la Isla de Tenerife. — Instituto de Estudios Canarios. Monografía XXXII. 275 pp.

Meade-Waldo, E. (1893): List of the Birds observed in the Canary Islands. — Ibis 6 (5): 185—207.

Pérez Chiscano, J. L. (1969): Breve asomo de un ornitólogo peninsular a la avifauna de Canarias. — Ardeola 13: 217—226.

Phillips, B. (ed.) (1985): The Fuerteventura Stonechat Project. — I. C. B. P. Study Report 8. 30 pp.

Polatzek, J. (1908): Die Vögel der Canaren. — Orn. Jahrb. 19: 81—119, 161—197.

Polatzek, J. (1909): Die Vögel der Canaren. — Orn. Jahrb. 20: 1—24.

Purchas, S. (1626): Extracts taken out of the Observations of the Right Worshipful Sir Edmond Scory, Knight, of the Pike of Tenariffe, and other rarities, which he observed here. — In: Purchas his Pilgrimage, or Relations of the World. Vol. VII, Ch. 12, par. III, pp. 784—787. London.

Reid, S. G. (1887): Notes on the birds of Tenerife. — Ibis 5 (5): 424—435.

Shirt, D. (1983): The Avifauna of Fuerteventura and Lanzarote. — Bustard Studies 1: 57—68.

Thanner, R. von (1909): *Falco barbarus* auf Tenerife. — Orn. Jahrb. 20: 148—150.

Thanner, R. von (1910): Beiträge zur Ornis Gran Canaria's. — Orn. Jahrb. 21 (3): 81—101.

Tristram, C. (1889): Ornithological notes on the Island of Gran Canaria. — Ibis 6 (1): 13—32.

Vaurie, C. (1965): The birds of the Palearctic Fauna. A systematic reference: Non-Passeriformes. — Witherby. London. 763 pp.

Voous, K. H. (1960): Atlas of European Birds. — Nelson. 284 pp.

Weick, F. (1989): Zur Taxonomie des Wanderfalken *Falco peregrinus* Tunstall 1771. — Beihefte zur Ökologie der Vögel 1: 1—42.

Efraín Hernández, Dirección General del Medio Ambiente. Avda. de Anaga, 35. Pl. 7. 38001 Santa Cruz de Tenerife. Islas Canarias — España.

Guillermo Delgado, Museo Insular de Ciencias Naturales. Aptdo. Correos 853. 38080 Santa Cruz de Tenerife. Islas Canarias.

José Carrillo, Manuel Nogales, Vicente Quilis, Departamento de Biología Animal (Zoología). Universidad de La Laguna. Tenerife. Islas Canarias.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 1	S. 35—45	Bonn, März 1991

Aspects of the biology of Dippers *Cinclus cinclus minor* in the Atlas Mountains of Morocco outside the breeding season

Stephanie J. Tyler & S. J. Ormerod

Abstract. The distribution, diet and biometrics of Dippers were studied in the Atlas Mountains of Morocco in November and December 1986. Existing records from Morocco were also reviewed. Dippers were widespread on permanent rivers throughout the High Atlas, with some stretches supporting four to five birds per kilometre. They occurred too on permanent rivers in widely separated localities in the Middle Atlas. Throughout the Atlas Mountains, Dippers were rare on temporary rivers. Most prey items were aquatic, with Hydropsychidae (Trichoptera) and Baetidae (Ephemeroptera) providing 72 % of the diet, and adult Coleoptera, polycentropodid caddis and *Gammarus* also important. Diet appeared to be related to available prey along at least three rivers, suggesting that Dippers foraged opportunistically in the winter. Biometric data from 12 Dippers mist-netted in the High Atlas indicated that individuals of *Cinclus c. minor* are larger than those of any other race for which data are available. The geographical variation in size is discussed in relation to latitude and altitude.

Key words. Distribution, diet, biometrics, *Cinclus cinclus*, Atlas Mountains.

Introduction

The monogeneric family Cinclidae is Holarctic, Oriental and Neotropical in distribution, being unrepresented in Australasia or in Africa outside the Palearctic region to the north of the High Atlas Mountains. Occurrence on the latter continent is confined to a race of the Eurasian Dipper *Cinclus cinclus minor* Tristram, 1870. However, despite likely genetic isolation from other populations and existence at the southern end of the species' range, there have been no published accounts of the biology of Dippers in North Africa, other than general descriptions of distribution and systematics (e.g. Heim de Balsac & Mayoud 1962, Vaurie 1959). Clearly, the ecology of this riverine passerine is of interest in an area of generally low rainfall where suitable permanent water-courses are few.

In this paper, we provide information on the abundance and distribution of Dippers at several localities in the Middle and High Atlas Mountains during November and December 1986. We describe their diet in relation to available prey, and we provide biometric data from a small sample of live birds.

The Study Area

Studies of distribution, diet and biometrics were undertaken in the High Atlas Mountains east of Asni (31° 17' N, 7° 58' W; c. 2,000—3,000 m O.D.), along the rivers Ourika and Oued Rhirhaia. Samples for dietary assessment were also collected from the Middle Atlas Moun-

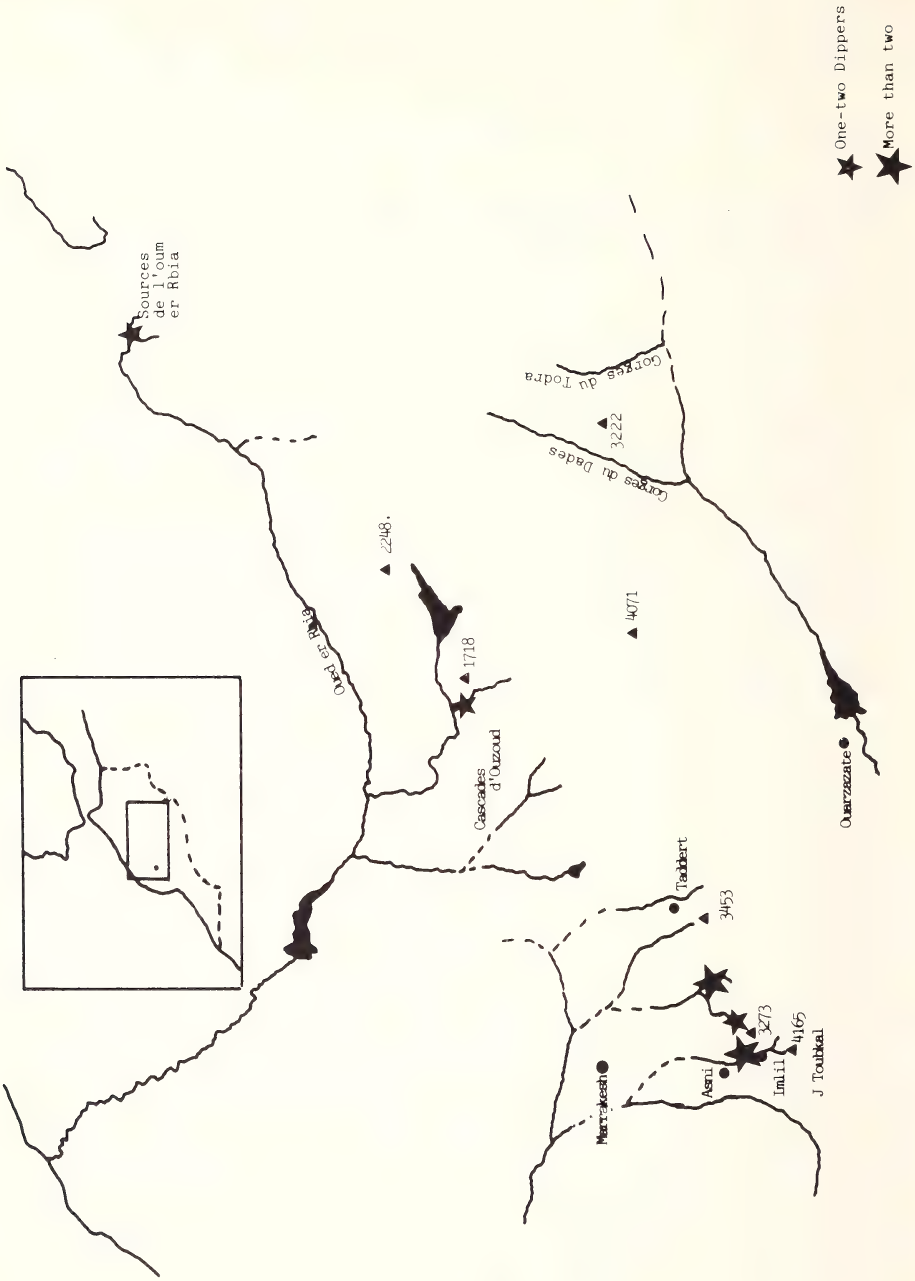

One-two Dippers
More than two
Sources de l'oum er Rbia
Gorges du Todra
3222
Gorges du Dades
2248
4071
Oued er Rbia
1718
Cascades d'Ouzoud
Ouarzazate
Taddert
3453
3273
4165
J Toubkal
Imlil
Asni
Marrakesh

Fig. 1: Sketch map of Morocco showing locations mentioned in text, and sites where Dippers were recorded during this study.

tains at the Sources de l'Oum er Rbia, to the north east of Khenifra (32° 58' N, 5° 46' W) (see Fig. 1). Other rivers where Dippers were seen on casual inspection are given in Table 1.

Watercourses varied from torrential head-streams with rocky riffles, deep pools and waterfalls (e.g. Oikameden 4,000 m O.D., width 1—2 m) to wider (3—25 m), but fast-flowing rivers at 1—2,000 m O.D. Water samples taken for analysis indicated relatively high calcium (15—70 mg l^{-1}) and magnesium (10—23 mg l^{-1}) concentrations, consistent with relatively high invertebrate productivity. Local sources of salinity (e.g. 346 mg Cl l^{-1}; 51 mg SO_4 l^{-1}) were apparent in some areas, probably from mineral springs (e.g. Sources de l'Oum er Rbia). Surrounding vegetation on the dry rocky hills included a sparse scrub cover of *Cupressus*, *Lentiscus* and other xeorophytic shrubs, although some valley floors were more fertile, with extensive irrigation schemes. In these cases, such as the Ourika and the Oued Rhirhaia from Asni up towards Imlil, wet grassland, crops and orchards lie adjacent to the river; patches of bramble, scrub, scattered Willows *Salix* sp., Poplars *Populus* sp. and Walnuts *Juglans regia* often form a bankside lining, whilst a rich marginal vegetation of *Apium*, *Rorrippa*, *Mentha* and other plants may grow alongside slow-moving stretches. In all cases, rocks, shallow riffles and pools provide suitable feeding areas for Dippers, whilst many low cliffs provide nest-sites. Other typical species of birds on these rivers include Grey Wagtails *Motacilla cinerea* and Green Sandpipers *Tringa ochropus*, with Cetti's Warblers *Cettia cettia* and Wrens *Troglodytes troglodytes* in cover at the edges.

Methods

Distribution and habitat characteristics

Spot checks were made at both permanent and seasonal water-courses in the Jebel Toubkal area of the High Atlas and at a number of sites in the Middle Atlas (Fig. 1, Table 1). Stretches of 100—200 m were surveyed for Dippers or for signs of their presence (e.g. faeces or regurgitated pellets on rocks). On two rivers (Ourika and Oued Rhirhaia) censuses were carried out over lenghts of up to 4 km, and descriptions of stream physiography and bankside vegetation were made on site.

Diet and available prey

Diet was assessed at nine sites by the analysis of five to ten fresh faecal pellets, in two cases supplemented by the examination of regurgitates. Samples were preserved in 70 % alcohol and subsequently analysed using methods described by Ormerod (1985) and Ormerod & Tyler (1986). Aquatic invertebrates were identified to family and quantified by counting mouthparts or other key structures at magnifications of x 12 to x 40. Dry weights were reconstructed from known relationships with mouthpart size (see Ormerod & Tyler 1986).

Wherever faecal samples were collected, the relative abundances of available prey were assessed by kick-samples of approximately 30 s duration, the substratum of shallow riffles being transferred into a hand net. Samples were tipped immediately into white sorting trays, and the number of individuals from each major family were counted. Whilst this method is likely to underestimate the abundances of small invertebrates (e.g. Chironomidae, Elminthidae), such items were not important components of the diet of Dippers in this study or elsewhere (Ormerod 1985, Ormerod & Tyler 1986, Ormerod et al. 1987).

Biometrics

Where possible, Dippers, once located, were driven into mist nests set across the water-course. Weights were recorded to ± 0.2 g using a Pesola balance, wing lengths to ± 0.5 mm (maximum chord) using a topped ruler, and tarsal length (after Schmid & Spitznagel 1985), bill depth and bill length (from feather) to ± 0.01 mm using vernier calipers. Each bird was aged and sexed using criteria suggested elsewhere (Svensson 1986, Ormerod et al. 1986), although sex determination was re-appraised according to the biometrics of the study population (see below).

Results

Distribution

In the High Atlas, Dippers were located on the Oued Rhirhaia, Ourika and Oikameden rivers, all of which are permanent water-courses. Birds were apparently absent from temporary rivers at lower altitudes (Table 1). In the Middle Atlas, Dippers were seen only at the Sources de l'Oum er Rbia and below the Cascades d'Ouzoud (Fig. 1).

Most birds were seen on a 2,5 km stretch of the Oued Rhirhaia below Imlil, with a minimum of 11 Dippers recorded. Spot checks elsewhere along this river indicated a similar abundance of four to five birds per kilometre, although only one bird was recorded in 1 km above Imlil. Consequently, overall abundances on this river were 2.125 per km. On the Ourika, there was a minimum of eight birds in 4 km below Setti Fatama. Observations of Dippers at other sites suggested that the birds were not uncommon where they occurred (Table 1).

Diet

Apart from single specimens of adult Diptera and larval Lepidoptera, all the dietary items (n = 1209) were aquatic. At all but two sites, the trichopteran family Hydropsychidae formed the single most important prey, providing 22—80 % of the items recorded (52.1 % overall and 88 % by weight) (Table 2). The ephemeropteran family Baetidae was the second most important group at most localities and, for all sites combined, provided 22 % of the diet. These two groups were amongst the commonest invertebrates present in riffles at the sites and, overall, there were significant correlations between the percentage composition of the diet and available prey along three rivers (Fig. 2).

Other notable inclusions in the diet were adult Coleoptera, polycentropopodid caddis at the high altitude site (Oikameden), *Gammarus* sp. taken from a saline spring at the Sources de l'Oum er Rbia, and *Hydra* sp. (occurring only in regurgitates).

Table 1: Distribution and abundances of Dippers on rivers in the Middle and High Atlas of Morocco during November/December 1986 (locations in Fig. 1)

River	Length surveyed (km)	No. birds seen
Oued Rhirhaia/Mizane R. from 3—7 km below Imlil	4	11
to 1 km above Imlil	1	1
Ourika River from 4—8 km below Setti Fatama	4	8
Oikameden R.	1	1
Sources de l'Oum er Rbia	1	2
Cascades d'Ouzoud	0.5	1
Moulay Brahim below Asni	3	0
Oued N'Fis	Frequent checks	0
Oued Reghaya	"	0
South of Azrou	"	0

Table 2: The diet of Dippers at nine sites in the Atlas Mountains of Morocco during November 1986. The values for each invertebrate taxon are percentage contributions by number and by weight.

Taxon	Mean weight (mg)	By number (%)	By weight (%)
Hydrazoa (Hydra)		2.3	< 0.1
Oligochaeta		< 0.1	< 0.1
Mollusca		< 0.1	< 0.1
Crustacea			
Gammaridae	5.5	0.8	0.5
Insecta			
Ephemeroptera			
Baetidae	0.63	22.4	1.7
Plecoptera			
Leuctridae/Nemouridae	2.2	3.5	0.9
Perlodidae	8.35	4.4	4.5
Coleoptera	2.5	4.0	1.2
Trichoptera			
Rhyacophilidae	4.62	0.6	0.3
Polycentropodidae	1.18	4.0	1.2
Hydropsychidae	13.67	52.1	88.5
Limnephilidae	47.0	0.2	1.2
Diptera			
Simuliidae	0.56	5.2	0.3
Adult Diptera	N/A	<0.1	< 0.1
Lepidoptera	N/A	< 0.1	< 0.1
Heteroptera			
Corixidae	N/A	< 0.1	< 0.1
Total items		1209	9731

Table 3: Biometrics of Dippers in the Middle and High Atlas Mountains of Morrocco during November 1986. The sample size was insufficient to allow standard deviations for females.

	Males (n = 9)	Females (n = 3)
	$\bar{x}$ (S.D.)	$\bar{x}$
Wing length (mm)	102.8 (1.9)	94.3
Weight (g)	76.0 (3.6)	68.1
Tarsus (mm)	36.1 (0.8)	34.9
Bill length (mm)	13.7 (0.7)	12.9
Bill depth (mm)	4.9 (0.3)	4.6

Biometrics

In other races of Dippers, the sexes are separable from their biometrics, particularly wing length, although the division is geographically variable (e.g. Anderson & Wester 1971: males > 94 mm; Rockenbauch 1985: males > 91 mm; Ormerod, Tyler & Lewis 1986: males > 93 mm). Our sample of *C. c. minor*, although small, indicated a likely separation above and below 97 mm (one bird with a wing length of 97 mm was sexed as a female on the basis of a short tarsus). With this division, nine males had a mean wing length of 102.9 mm (range 100–106), whilst three females had a mean of 94.3 mm (range 91.5–97.0) (Table 3). Biometric differences were also apparent in weight, tarsal length and bill dimensions (Table 3).

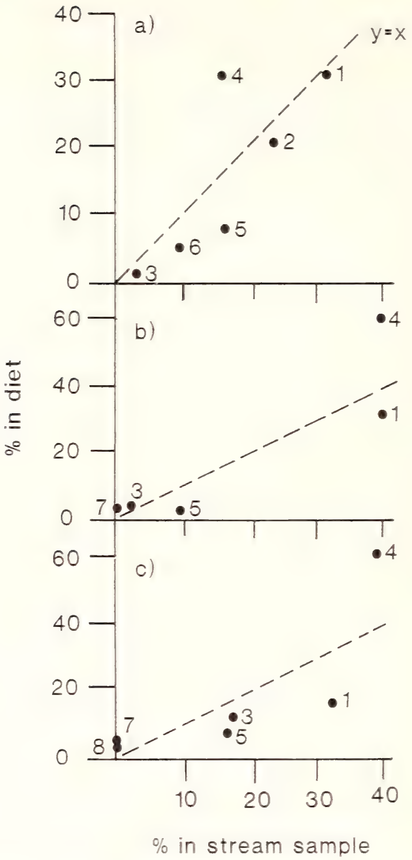


Fig. 2: The diet of Dippers along three rivers in the Atlas Mountains of Morocco in relation to available prey. The values are percentage distributions for Baetidae (1), Leuctridae/Nemouridae (2), Perlodidae (3), Hydropsychidae (4), Simuliidae (5), *Gammarus* (6), Rhyacophilidae (7), Coleoptera (8). Rivers: a) Sources de l'Oum er Rbia (r = 0.927, n = 9), b) Asni-Imlil (r = 0.92, n = 7), c) Ourika (r = 1.00, n = 7).

Using regressions of weight on wing length (Ormerod, Tyler & Lewis 1986) males were on average 2.1 g heavier than would be expected from their wings, whilst females were 3.4 g heavier. These values would be expected in Dippers during the winter period when birds are gaining weight prior to breeding. However, care should be taken in interpreting these data because they are based on a regression relationship derived from a different race and a small sample.

Discussion

Distribution

Previous indications are that Dippers are scarce in Morocco, occurring mostly in the High Atlas and Rif; there are few, mostly recent, records from the Middle Atlas

Table 4: Previous records of Dippers in Morocco.

Reference	Records
Lynes (1920)	Absent from the Middle Atlas
Hartert & Jourdain (1923)	Local in the High Atlas (as in Algeria): Quoted H. Voucher as seeing a Dipper in 1902 in mountains near Tetuan; Meade-Woldo — a number on Oued Assniz, east of Tizi Gourza; one collected by Riggenbach near Tamarouthe.
Chaworth-Musters (1939):	Fairly common along mountain streams of Jebel bou Ourial; a few pairs in winter along stream near Taddert, moved to higher ground in March/April.
Meinertzhagen (1940)	Single bird at Taddert on 16 October. Noted Dippers had been frequently reported from High Atlas but absent Middle Atlas.
Bannerman & Bannerman (1952) Bannerman & Priestley (1953)	Searched on river near Taddert and on Oued n'Fis but saw none.
Heim de Balsac & Mayoud (1965)	Widely distributed in High Atlas from Azilal in east to l'Oued Amzinis in west, but absent from Middle Atlas. Found commonly on some water-courses such as l'Iminene up to Col de Tizi n Tacchedirt (3600 m) but absent from Oikameden stream.
Etchecopar & Hue (1967)	Breeds in Rif and High Atlas.
Louette (1973)	No observations in Middle Atlas, but present in Rif and High Atlas. Three collected near Ifrane.
Smith (1965)	Normally sedentary at high altitudes; one at 9000 ft. in Jebel bou Ourial in Feb.; one at Ouamana at foot of Middle Atlas, south-west of Khenifra in Nov.
Stuart Housden (pers. comm.)	Two building nest at Sources de l'Oum er Rbia 8 May 1979.
Rae Vernon (pers. comm.)	Breeds in small area of Rif, more wide-spread in High Atlas and known from the Middle Atlas since mid 1970s.
Sheila MacDonald & Chris Mason (pers. comm.)	One north-east Khenifra in 1982.

(Table 4). Our data support these observations, the pattern presumably reflecting the relative availability of permanent streams. Whilst Dippers may use seasonal rivers in the autumn and winter during altitudinal migration (Etchecopar & Hue 1962), or natal dispersal, our limited surveys revealed a marked scarcity along them. Possibly, the limited macroinvertebrate fauna of temporary streams makes them less suitable: hydropsychid caddis larvae (the commonest prey) were only abundant in permanent streams, and probably exert some influence over Dipper abundance (Ormerod et al. 1985). The high abundances that we recorded on the Oued Rhirhaia and Ourika river could have resulted from temporary winter movements from higher altitudes, although their macroinvertebrate faunas could probably support dense breeding populations. Surveys on these rivers during the breeding season would be of interest.

It is interesting too to speculate whether the Middle and High Atlas Mountains, with a more complete soil and forest cover and more extensive network of permanent streams, may once have held a much larger Dipper population.

Diet

In previous studies of the diet of Dippers during winter, Jost (1975) and Spitznagel (1985) recorded *Gammarus* as the most frequent prey in central and southern Germany, whilst larval Simuliidae were most frequent in Wales (Ormerod & Tyler 1986).

However, Ormerod & Tyler (1986) showed that the diet of Dippers in winter was spatially variable, strongly reflecting available prey; they concluded that Dippers at this time foraged opportunistically, in contrast to the breeding season (Ormerod 1985). Our data from the Atlas Mountains also indicated opportunistic foraging, with diet related to available prey along at least three rivers. However, at all sites, hydropsychid larvae were taken in greater proportions than was expected from their contribution to the benthic fauna. Such selection by Dippers probably reflected larval weight, relative immobility, lack of sclerotisation and their accessibility in the substratum.

Biometrics

Our data indicate that individuals of *C. c. minor* are larger than those of any other race of Dippers for which data are available from live birds. Males had significantly longer wings than *C. c. aquaticus* in southern Germany (94.70 mm ± 1.93 S.D; $t = 10.99$, $p < 0.001$; Schmid & Spitznagel 1985), *C. c. gularis* in Wales (96.70 ± 1.97, $t = 4.97$, $p < 0.001$; Ormerod, Tyler & Lewis 1986), and *C. c. cinclus* in Sweden (98.41 ± 1.78, $t = 4.11$, $p < 0.001$; Anderson & Wester 1971). Whilst we had insufficient data to make statistical comparisons for females, it seems likely that similar differences are apparent: body size in male and female Dippers is closely correlated across populations, including *C. c. minor* (Fig. 3). Cramp (1988) notes that *C. c. persicus* from south-west Iran is larger than *C. c. minor*: mean wing length of males 100.5 mm (range 98—104); females 92.1 (90—94), but inferred this from only nine skins. Skins of four males of *C. c. minor* from Morocco gave a mean wing length of 99 mm (97—102), shrinkage probably explaining the difference from live values (Table 5).

Table 5: Measurements of skins of male Dippers at the Museum, Tring. A correction factor was calculated by comparing skins and live birds of three races. A specimen labelled as a female but with wing length of 101 mm was presumed to be a male *C. c. minor*; see last line of table.

Race	Mean wing length	S.D.	Number	+	Corr. f.
Cinclus c. aquaticus	94.7	+ 1.99	12		98.49
C. c. gularis	93.45	+ 2.04	12		96.70
C. c. minor	99	+ 2.12	4		102.77
C. c. minor	99.4	+ 2.04	5		

Comparisons of body weight are difficult due to seasonal variation. However, the mean values recorded here (males 76.0 g, females 68.3 g) are larger than those of wintering Dippers in Wales (67.3 g, 57.85 g Ormerod, Tyler & Lewis 1986) or Scandinavia (67.8 g, 57.8 g Anderson & Wester 1971) in accordance with the general biometric pattern. In Europe, the geographical variation in the body size of Dippers has been explained by Bergmann's rule (Bergmann 1847), birds being larger in the cooler north (Fig. 3). However, *C. c. minor* in Morocco does not conform to this latitudinal pattern, possibly because of low temperatures at the high altitudes at

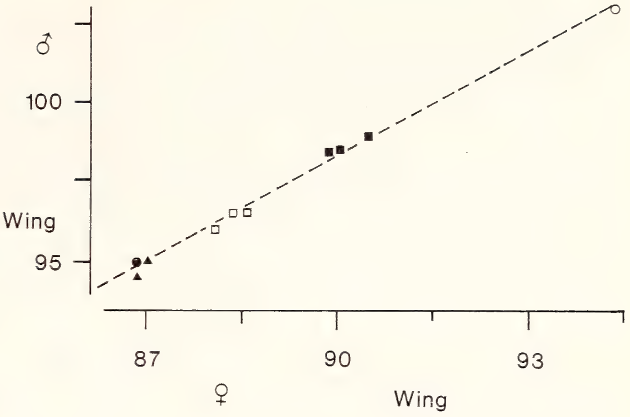


Fig. 3a: Male v. female wing length for Dippers in different localities:
○ *C. c. minor*,
■ *C. c. cinclus*,
□ *C. c. gularis*,
▲ *C. c. aquaticus*,
● *C. c. hibernicus*
(Perry 1987; other sources in text).

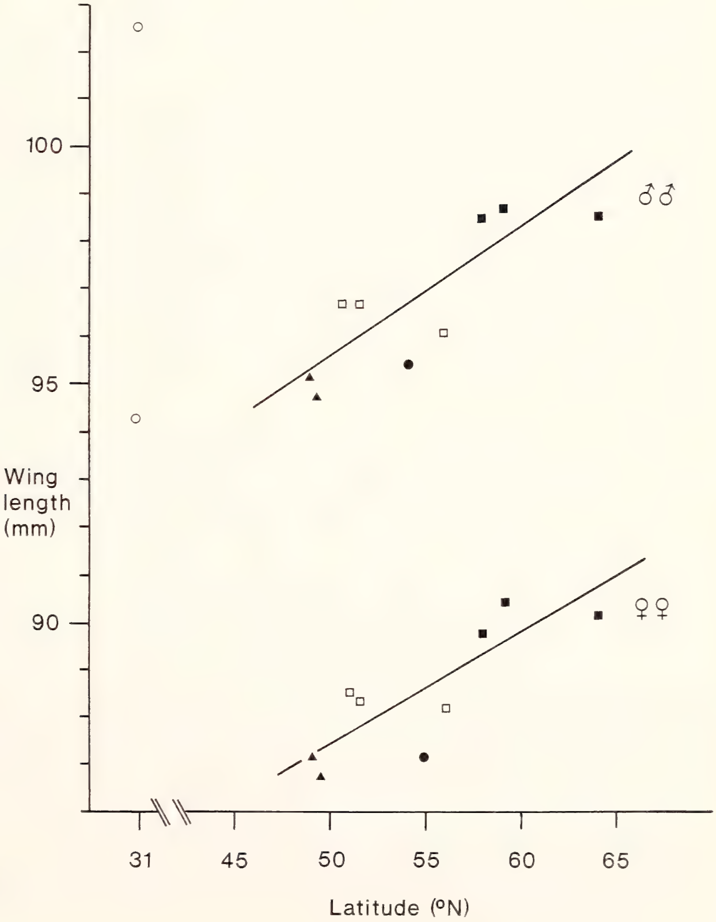


Fig. 3b: Wing length for male (upper) and female (lower) Dippers in relation to latitude for Dipper populations. The regression lines (fitted by least squares) exclude *C. c. minor*. Conventions as in Fig. 3a.

which Dippers occur there (see James 1970). Clearly, further biometric data from Dippers in other areas of Morocco (e.g. Rif mountains) and from high altitude areas of Europe would prove interesting. Additionally, relationships between body size and temperature would be instructive, although such meteorological data are not readily available.

Tristram (1870) suggested the subspecific name *minor* for North African Dippers on the basis of one small female from Algeria, where Payn (1948) also described a small female Dipper. It would be interesting to examine live birds in Algeria to ascertain whether Dippers are generally smaller there than in Morocco. On our evidence it would seem that Moroccan birds are inappropriately called *minor*.

Acknowledgements

We thank Stuart Housden, Sheila MacDonald and Chris Mason, Rae Vernon and Alistair Scott for information on their observations of Dippers in Morocco, and Dr. A. Chainey of the British Museum, Tring for making available Dipper skins.

Zusammenfassung

Verbreitung, Nahrung und Biometrie der Wasseramsel wurden im marokkanischen Atlasgebirge im November und Dezember 1986 untersucht. Die bisher vorliegenden Nachweise aus Marokko wurden ebenfalls ausgewertet. Wasseramseln waren an perennierenden Flüssen im gesamten Hohen Atlas weit verbreitet, an einigen Strecken mit vier bis fünf Vögeln je Kilometer. An perennierenden Flüssen des Mittleren Atlas kamen sie an weit voneinander entfernten Stellen vor. An temporären Flüssen des gesamten Atlasgebirges waren Wasseramseln selten. Die meisten Beutetiere waren aquatisch, wobei Hydropsychidae (Trichoptera) und Baetidae (Ephemeroptera) 72 % der Nahrung ausmachten; außerdem wichtig waren adulte Käfer, Köcherfliegen der Familie Polycentropidae und Bachflohkrebse (*Gammarus*). Die Nahrung schien an wenigstens drei Flüssen dem Nahrungsangebot zu entsprechen, was eine opportunistische Nahrungssuche der Wasseramseln im Winter nahelegt. Biometrische Angaben von zwölf im Hohen Atlas mit dem Japannetz gefangenen Wasseramseln deuten darauf hin, daß Individuen von *Cinclus c. minor* größer als alle anderen untersuchten Unterarten sind. Die geographische Variation der Größe wird in ihrer Beziehung zur geographischen Breite und Länge diskutiert.

References

Anderson, J. S. & S. A. L. Wester (1971): Length of wing, bill and tarsus as a character of sex in the Dipper *Cinclus cinclus*. — Ornis. Scand. 2: 175—179.

Bannerman, D. & J. Priestly (1952): An ornithological journey in Morocco in 1951. — Ibis 94: 406—433.

Bannerman, D. & J. Bannerman (1953): A second journey to the Moroccan Sahara and over the Great Atlas. — Ibis 95: 128—139.

Bergmann, C. (1847): Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. — Göttinger Studien 3: 595—708.

Chaworth-Musters, J. L. (1939): Some notes on the birds of the High Atlas of Morocco. — Ibis 14: 269—281.

Cramp, S. (1988): Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa: The Birds of the Western Palearctic. — Vol V. Oxford Press.

Galbraith, H. & S. J. Tyler (1982): The movements and mortality of the Dipper as shown by ringing recoveries. — Ring & Migr. 4: 9—14.

Etchecopar, R. D. & F. Hue (1967): Birds of North Africa from the Canary Islands to the Red Sea. — Oliver & Boyd, Edinburgh & London.

Hartert, E. & F. C. R. Jourdain (1923): The hitherto known birds of Morocco. — Nov. Zool. 30: 91—152.

Heim de Balsac, H. & N. Mayoud (1962): Les Oiseaux de nord-ouest de l'Afrique. — Paris. Ed. Paul Lechevalier.

James, F. C. (1970): Geographic size variation in birds and its relationship to climate. — Ecology 51: 365—390.

Jost, O. (1969): Über die Bedeutung der Wasserscheiden beim Ortswechsel der Wasseramsel *Cinclus cinclus aquaticus*. — J. Orn. 110: 71—78.

Jost, O. (1975): Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. — Bonn. zool. Monogr. 6. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Louette, M. (1973): Le Gerfaut — de Giervalk 63: 121—132.

Lynes, Captain (1920): Ornithology of the Moroccan "Middle-Atlas". — Ibis 11: 260—301.

Meinertzhagen, R. (1940): Autumn in Central Morocco. — Ibis 14: 106—136; 187—234.

Ormerod, S. J. (1985): The diet of breeding Dippers *Cinclus cinclus* and their nestlings in the catchment of the River Wye, mid-Wales: a preliminary study by faecal analysis. — Ibis 127: 316—331.

Ormerod, S. J., S. Efteland & L. E. Gabrielson (1987): The diet of breeding Dippers and their nestlings in south west Norway. — Holact. Ecol. 10: 101—205.

Ormerod, S. J. & S. J. Tyler (1986): The diet of Dippers *Cinclus cinclus* wintering in the catchment of the River Wye, Wales. — Bird Study 33: 36—45.

Ormerod, S. J., S. J. Tyler & J. M. S. Lewis (1986): Biometrics, growth and sex ratios among Welsh Dippers *Cinclus cinclus*. — Ring. & Migr. 7: 61—70.

Payn, W. H. (1948): Notes from Tunisia and eastern Algeria, February 1943 to April 1944. — Ibis 90: 1—21.

Rockenbauch, D. (1985): Sexing and ageing of the Dipper (*Cinclus cinclus aquaticus*). — Ökol. Vögel. 7: 363—372.

Schmid, W. & A. Spitznagel (1985): The sexual size dimorphism of South Germany Dippers (*Cinclus c. aquaticus*): Biometrics, function and possible causes. — Ökol. Vögel 7: 379—408.

Smith, K. D. (1965): On the birds of Morocco. — Ibis 107: 493—526.

Spitznagel, A. (1985): Seasonal variation in food supply and food choice of the Dipper (*Cinclus c. aquaticus*). — Ökol. Vögel 7: 239—325.

Svensson, L. (1985): A guide to ageing and sexing of European Passerines (British Trust for Ornithology).

Vaurie, C. (1959): The birds of the Palearctic fauna — Passeriformes. — London. Witherby.

Stephanie J. Tyler, Royal Society for the Protection of Birds, Bryn Aderyn, The Bank, Newtown, Powys SY16 2AB, U.K. — S. J. Ormerod, University of Wales College of Cardiff, Catchment Research Group, NRA, Penyfai House, Furnace, Llanelli, Dyfed, U.K.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 1	S. 47—53	Bonn, März 1991

Gefangenschaftsbeobachtungen zum Greifverhalten bei Amazonenpapageien (Amazoninae, Aratingidae)

Werner Lantermann & Bettina Wildschrei

Abstract. Observations of 28 Amazon Parrots while bringing food to the beak prove that 26 birds showed a 100 % handedness. 16 parrots were left-handed, while the other ten were right-handed. When taking objects without food valency, only 16 birds showed a pronounced handedness. A foot preference while perching was not obvious.

Key words. Use of foot, handedness, feeding, *Amazona* spp., captive birds.

Einleitung

In der Vergangenheit wurden bereits mehrfach Händigkeitsuntersuchungen bei Mensch und Tier durchgeführt. Vom Menschen ist allgemein bekannt, daß bei ihm eine Händigkeit vorliegt, und zwar eine Rechtshändigkeit zu etwa 95 %. Diese Rechtshändigkeit ist vermutlich nicht genetisch determiniert, sondern wahrscheinlich durch Umwelteinflüsse und Erziehung bedingt, wie Untersuchungen an Zwillingspaaren ergeben haben (z. B. Verschuer, in Grzimek 1966).

Grzimek (1966) hat bei entsprechenden Untersuchungen festgestellt, daß auch bei Pferden, Menschenaffen, Ratten und anderen Tieren eine Händigkeit vorhanden ist. Im Gegensatz zum Befund beim Menschen ist aber die Händigkeit bei Tieren unregelmäßig verteilt, es herrscht also weder Rechts- noch Linkshändigkeit vor.

Die Händigkeit bei Papageien ist bislang nur wenig untersucht worden und hat noch nicht zu allumfassenden und übereinstimmenden Ergebnissen geführt. Zur Definition sei an dieser Stelle bemerkt, daß mit Händigkeit bei Papageien der bevorzugte Gebrauch des rechten oder linken Fußes, z. B. bei der Nahrungsaufnahme, gemeint ist. Viele Papageien, insbesondere die sogenannten Großpapageien, nehmen bekanntlich größere Futterbrocken zuerst mit dem Schnabel auf, transferieren sie dann in einen Fuß (derweil sie ihr Körpergewicht auf den zweiten Fuß verlagern) und beißen stückweise davon ab (Smith 1971).

Unseres Wissens wurde die erste Untersuchung zur Händigkeit bei mehreren Papageienarten Ende der 30er Jahre von Friedmann & Davies (1938) durchgeführt. Bei 16 Sittich- und Großpapageienarten wurde hierbei die Häufigkeit aufgezeichnet, mit der die Vögel Futter in den rechten bzw. den linken Fuß nahmen. Mit 2 Ausnahmen konnten bei den insgesamt 20 Versuchsvögeln jeweils 20 Tests durchgeführt werden. Dabei wurde eine im Durchschnitt 72,2prozentige Linkshändigkeit festgestellt. In 5 Fällen (Hellroter Ara *Ara macao*, Pavuasittich *Aratinga leucophthalmus*, 3 Ex. Tovisittich *Brotogeris jugularis*) war die Händigkeit eindeutig, d. h. zu 100 % linkshändig, während 15 Papageien zwar einen Fuß bevorzugt einsetzten, aber zeitweise auch den anderen Fuß benutzten.

Die Untersuchungsergebnisse der 10 dort berücksichtigten Amazonenpapageien, die für unsere Arbeit besonders interessant sind, haben wir in der folgenden Tabelle zusammengefaßt:

Tabelle 1: Fußgebrauch zur Nahrungsaufnahme bei Amazonenpapageien nach Friedmann & Davies (1938: 479).

Art	Anzahl der Versuche	Benutzung des linken Fußes	Prozentsatz
Venezuelaamazone (*Amazona amazonica*)	20	15	75
Gelbnackenamazone (*amazona ochrocephala auropalliata*)	20	14	70
Gelbnackenamazone	20	13	65
Gelbnackenamazone	20	19	95
Gelbnackenamazone	20	17	85
Doppelgelbkopfamazone (*Amazona ochrocephala oratrix*)	20	15	75
Blaubartamazone (*Amazona festiva*)	20	7	35
Gelbschulteramazone (*Amazona barbadensis*)	10	5	50
Weißstirnamazone (*Amazona albifrons*)	20	12	60
Grünwangenamazone (*Amazona viridigenalis*)	20	19	95
Summe: 10 Tiere (7 Arten)	190	136	71,6

Eine weitere Untersuchung zur Händigkeit von Papageien wurde 1971 von McNeil, Rodriguez & Figuera veröffentlicht. Die Verfasser untersuchten die Händigkeit von 56 Braunwangensittichen (*Aratinga pertinax*) und stellten fest, daß die Rechts- und Linkshändigkeit bei diesen Vögeln genau gleichmäßig verteilt war: 28 benutzten den rechten, 28 den linken Fuß bei der Nahrungsaufnahme. Die Vögel wurden anschließend getötet und die Skelette untersucht. Dabei stellte sich heraus, daß eine Verbindung zwischen der Händigkeit und dem Skelettaufbau bestand. Rechtshändige Papageien zeigten eine deutliche Vergrößerung aller Skeletteile der rechten Körperseite und umgekehrt, wenngleich die Asymmetrie bei den rechtshändigen Vögeln insgesamt ausgeprägter war. Die Verfasser lassen jedoch die Frage offen, ob der Skelettaufbau als Ursache für die Händigkeit anzusehen ist, oder ob umgekehrt die Händigkeit im Laufe der Zeit eine Verschiebung des Skelettaufbaus zur Folge hat (McNeil et al. 1981).

In diesem Zusammenhang sei noch eine Spezialuntersuchung über die Venezuela-Amazone (*Amazona amazonica*) erwähnt. McNeil & Martinez (1967) haben gezeigt, daß eine Venezuela-Amazone bei der Sektion eine deutliche Vergrößerung der Skeletteile der linken Körperhälfte aufwies, ein Befund, der aufgrund der Händigkeitsuntersuchungen von Friedmann & Davies (1938) möglicherweise zu erwarten gewesen wäre.

Bei einer Freilanduntersuchung über die Puerto-Rico-Amazone (*Amazona vittata*) zeigte sich, daß in 94 % der Beobachtungen die Nahrungsaufnahme mit dem linken Fuß erfolgte. 4 Vögel waren stets linkshändig, und kein Vogel war eindeutig rechtshändig. Von 14 in Gefangenschaft gehaltenen Puerto-Rico-Amazonen waren dagegen 8 Vögel stets linkshändig und 4 stets rechtshändig. Ein Vogel hatte eine Linkspräferenz (83 %), ein weiterer eine Rechtspräferenz (87 %) (Snyder et al. 1987: 81).

Material und Methode

Für unsere Untersuchungen standen 28 Amazonenpapageien in 7 Arten (11 Unterarten) zur Verfügung. Sie waren bis auf 3 Ausnahmen geschlechtsbestimmt. Gehalten wurden die Tiere paarweise, zu dritt oder zu viert in Innenvolieren mit den Maßen 100x100x200 (LxBxH) cm. Daran schloß sich jeweils eine Außenvoliere mit den Maßen 200x100x200 (LxBxH) cm an. Die Volieren waren ausgestattet mit Naturästen unterschiedlicher Stärke, einem Futterbord mit Futter-, Wasser- und Badeschale sowie einem Nistkasten. Der Bodenbelag bestand aus feinem Flußsand, der zweimal wöchentlich ausgeharkt wurde.

Die Amazonen wurden mit einem Körnerfuttergemisch, Obst, Gemüse, Keimfutter und einem gekochten Hülsenfrüchtegemisch nach internationalem Vorbild gefüttert (Aeckerlein 1986).

Nähere Einzelheiten zur Amazonenhaltung im IPF Oberhausen hat Lantermann (1988, 1990a) publiziert, so daß sich eine Wiederholung an dieser Stelle erübrigt.

Die untersuchten Papageien wurden dem IPF in der Mehrzahl von privaten Vogelhaltern oder zoologischen Einrichtungen leihweise überlassen. Die meisten davon waren Direktimporte. Die Vögel befanden sich zum Zeitpunkt der Untersuchung in einem einwandfreien Körper- und Gefiederzustand und zeigten keine auffälligen Störungen des Verhaltens, die für unsere Arbeit hinderlich gewesen wären.

Die Untersuchung wurde im Herbst 1989 an 16 verschiedenen Tagen und zu verschiedenen Tageszeiten wie folgt durchgeführt: zunächst wurden die Papageien mit verschiedenem Futter gefüttert: Bananenscheiben (∅ 3,5 cm, ca. 1 cm dick), Kirschen, Erdnüsse (mit und ohne Schale), Apfelstücke (3—4 cm lange Stäbchen), Möhren (∅ ca. 2 cm, ca. 2 cm lang). Die Häufigkeit, mit der sie ein Futterstück mit dem Schnabel aus dem Futternapf nahmen und anschließend in den rechten oder linken Fuß transferierten, wurde unterdessen protokollarisch erfaßt. Damit sollte eine mögliche Abhängigkeit der Händigkeit von der Art, Größe oder Form des Futters bestimmt werden.

Zum zweiten wurden den Papageien kleine Holzstöckchen oder Ästchen von Obstbäumen gereicht (∅ ca. 1 cm, ca. 5—15 cm lang), um zu beobachten, ob in bezug auf die Händigkeit Unterschiede zwischen Futter einerseits und Knabber- und Beschäftigungsgegenständen ohne Futtervalenz andererseits bestanden.

Drittens wurde die Häufigkeit, mit der die Amazonen beim Ruhen und Schlafen auf dem rechten oder linken Fuß saßen, erfaßt.

Papageien, die aufgrund der in der Voliere vorherrschenden Dominanzverhältnisse (Lantermann & Wildschrei, im Druck) nur selten direkt bei der Aufnahme von Futter oder Stöckchen beobachtet werden konnten, wurden in einen Einzelkäfig gesetzt, um auch ihr Verhalten der Beobachtung zugänglich zu machen.

Ergebnisse

Von 28 Papageien zeigten 26 eine 100prozentige Händigkeit bei der Nahrungsaufnahme. 16 Vögel (= 62 %) waren Linkshänder (259 Versuche), 10 (= 38 %) waren Rechtshänder (201 Versuche). Die beiden restlichen Vögel (Tabelle 2, Nr. 16 und 21) waren Jungtiere und zeigten bei der Nahrungsaufnahme bei großer Rechtspräferenz (94,7 % und 90 %) je eine Abweichung unter Benutzung des linken Fußes.

Unsere Untersuchung zeigt weiterhin, daß äußere Faktoren wie Art und Beschaffenheit des Futters sowie Tageszeit der Beobachtungen keinen Einfluß auf die Wahl des benutzten Fußes hatten. Ebenso waren Art und Geschlecht der Vögel nicht maßgebend für die Händigkeit. Gleiches gilt im wesentlichen für das Alter der Vögel, das

Tabelle 2: Fußgebrauch bei Amazonenpapageien (1) bei der Nahrungsaufnahme, (2) bei der Aufnahme von Gegenständen ohne Futtervalenz, (3) beim Sitzen und Ruhen.

Versuchstiere	Geschlecht	1. Futteraufnahme mit Hilfe des		2. Ergreifen von Holzstöckchen mit dem		3. Sitzen und Ruhen auf dem	
		linken Fußes	rechten Fußes	linken Fuß	rechten Fuß	linken Fuß	rechten Fuß
1 Mülleramazone (*Amazona farinosa*)	m	16	—	3	—	8	2
2 Mülleramazone	m	—	19	—	5	2	7
3 Mülleramazone	m	—	21	—	4	10	5
4 Mülleramazone	m	—	17	4	5	—	—
5 Mülleramazone	f	9	—	2	—	5	4
6 Blaustirnamazone (*A. aestiva*)	m	20	—	8	—	—	6
7 Blaustirnamazone	f	10	—	—	—	1	10
8 Blaustirnamazone	f	—	15	1	—	7	3
9 Blaustirnamazone	m	16	—	—	—	—	16
10 Blaustirnamazone	m	14	—	7	—	3	3
11 Venezuelaamazone (*A. amazonica*)	m	22	—	9	—	—	3
12 Venezuelaamazone	m	21	—	—	—	6	1
13 Venezuelaamazone	f	22	—	4	—	2	7
14 Venezuelaamazone	f	—	18	—	—	1	1
15 Gelbwangenamazone (*A. autumnalis*)	f	16	—	1	—	6	—
16 Ecuadoramazone (*A. autumnalis lilacina*)	?	1	18	3	4	—	2
17 Ecuadoramazone	f	17	—	3	—	1	9
18 Salvinamazone (*A. autumnalis salvini*)	m	15	—	10	—	5	3
19 Salvinamazone	m	14	—	6	1	1	1
20 Grünwangenamazone (*A. viridigenalis*)	m	—	15	1	10	—	1
21 Tucumanamazone (*A. tucumana*)	m	1	9	3	4	—	—
22 Doppelgelbkopfamazone (*A. ochrocephala belizensis*)	m	—	13	—	3	5	8
23 Doppelgelbkopfamazone (*A. ochrocephala oratrix*)	f	—	19	—	6	4	6
24 Gelbscheitelamazone (*A. ochrocephala*)	?	14	—	7	—	4	9
25 Gelbscheitelamazone	m	18	—	2	1	5	1
26 Gelbscheitelamazone	f	—	19	—	2	2	4
27 Panamaamazone (*A. ochrocephala panamensis*)	m	13	—	2	—	10	2
28 Panamaamazone	?	—	18	—	4	—	1
Summe: 28 Tiere (7 Arten)		259	201	76	49	88	115

ein Spektrum von sechs Monaten bis — soweit sich dies zurückverfolgen ließ — mindestens 19 Jahren umfaßte. Auffallend war allerdings, daß gerade bei den beiden einzigen Jungvögeln in der Gruppe (6 und 9 Monate alt, Nr. 16 und Nr. 21) keine 100prozentige Händigkeit festzustellen war, sondern bei beiden je eine Abweichung vom bevorzugten Fuß aufgezeichnet wurde. Denkbar wäre, daß sich bei Jungtieren erst im Laufe der ersten Lebensmonate der bevorzugte Greiffuß herausbildet.

Die Ergebnisse der zweiten Versuchsreihe waren weniger eindeutig, allerdings wurden insgesamt auch nur 125 Versuche gemacht. 16 Vögel zeigten eine 100prozentige Händigkeit: 10 von ihnen waren Linkshänder, 6 Rechtshänder. In 6 Fällen benutzten die Vögel beide Füße bei der Aufnahme von Hölzchen. Je ein Vogel von ihnen hatte eine Rechts- (Nr. 20) bzw. Linkspräferenz (Nr. 19) von 91 % bzw. 86 %. In weiteren 6 Fällen (Nr. 7—9, 12, 14, 15) waren aufgrund der wenigen Gelegenheiten, in denen die Tiere Hölzchen in den Fuß nahmen, keine Ergebnisse zu erzielen.

In 16 Fällen stimmen diese Ergebnisse mit den entsprechenden Versuchen bei der Nahrungsaufnahme überein. 2 weitere Tiere zeigten eine weitgehende Übereinstimmung, wichen aber mit je einer Ausnahme von dem bevorzugten Fußgebrauch ab. 4 Vögel, die sich bei der Nahrungsaufnahme ausschließlich (Nr. 4 und 25) oder bevorzugt (Nr. 16 und 21) eines Fußes bedient hatten, zeigten Wechsel zwischen rechtem und linkem Fuß (darunter waren allerdings — wie zuvor bemerkt — 2 Jungvögel). 6 Vögel waren — wie oben angedeutet — ohne Ergebnis.

Völlig uneindeutig und kaum übereinstimmend waren die Versuche, einen bevorzugten „Sitzfuß" beim Ruhen oder Schlafen zu ermitteln. Bei insgesamt 203 Beobachtungen ließen sich allenfalls gewisse Tendenzen herausfinden. Wenn man von den Vögeln absieht, die keine Bewertung zuließen, zeigten 7 eine Linkspräferenz, 7 eine Rechtspräferenz. Davon ruhte nur ein Tier ausschließlich auf dem linken Fuß (Nr. 15) und 2 Tiere ausschließlich auf dem rechten Fuß (Nr. 6 und 9). Tendenziell ergaben sich in 5 Fällen Übereinstimmungen mit dem bevorzugten Fuß bei der Nahrungsaufnahme, in 9 Fällen dagegen Abweichungen. In 14 Fällen waren keine Ergebnisse zu ermitteln oder keine Tendenzen erkennbar.

Diskussion

Unsere Ergebnisse weichen beträchtlich von denen ab, die Friedmann & Davies (1938) ermittelt haben. Die von diesen Autoren untersuchten Amazonenpapageien zeigten fast durchgängig eine ausgeprägte Linkspräferenz, fast alle benutzten daneben aber auch den rechten Fuß zum Aufgreifen von Nahrung. Die von uns beobachteten Tiere waren dagegen (mit zwei Ausnahmen) entweder stets linkshändig oder stets rechtshändig. Wir halten diese unterschiedlichen Ergebnisse nun keinesfalls für Zufallsbefunde, wenngleich uns eine eindeutige Erklärung dafür fehlt. Möglicherweise sind unterschiedliche Haltungsbedingungen und/oder Käfigadaptionen der Tiere dafür verantwortlich.

Bei der Aufnahme von Hölzchen zeigte sich, daß sie offenbar eine andere Wertigkeit für die Papageien hatten als Futter. Zwar stimmten die Verhältnisse in 16 Fällen mit denen bei der Nahrungsaufnahme überein, aber immerhin nahmen einige Vögel, die zuvor mit absoluter Regelmäßigkeit nur einen Fuß zur Nahrungsaufnahme benutzt hatten, plötzlich wechselweise den linken oder rechten Fuß zum Festhalten eines Hölzchens. Damit deutet sich an, daß Gegenstände ohne Futtervalenz offenbar als weniger bedeutungsvoll von den Vögeln erkannt und somit nicht mit derselben Starrheit des Verhaltens gehandhabt werden, wie z. B. Verhaltensvorgänge, die der Ernährung dienen. In diesen Fällen kann es u. U. lebensnotwendig sein, den benötigten Futterbrocken im stärkeren Greiffuß zu halten, um ihn keineswegs zu verlieren.

Bei der Untersuchung des Sitzverhaltens kann man die zahlreichen Abweichungen zu den zuvor erlangten Befunden möglicherweise durch eine ambivalente Motivationslage erklären, der jeder Vogel ausgesetzt ist. So wird die Händigkeit den Vogel einerseits dazu führen, daß er sein Körpergewicht beim Ruhen und Schlafen auf seinen stärksten Fuß, den Greiffuß, verlagert. Andererseits ist damit gerade der bevorzugte Fuß vorübergehend „außer Kraft" gesetzt, d. h. er steht bei der Notwendigkeit des schnellen Gebrauchs, z. B. bei der ritualisierten Abwehr eines Artgenossen (wie dies im agonistischen Verhalten vieler Amazonenpapageien vorkommt, vgl. Lantermann 1985, 1990b) nicht sofort zur Verfügung. Vermutlich ist genau dieser Zwiespalt verantwortlich dafür, daß das Sitzverhalten der Amazonen in bezug auf die Händigkeit uneinheitlich war und keine eindeutigen Ergebnisse lieferte. Die von Grzimek (1966) mitgeteilte Beobachtung, daß Papageien „immer dasselbe Bein als Standbein und das andere als 'Eßbein' " verwendeten, hat für die von uns untersuchten Amazonenpapageien keine Gültigkeit. Einen ähnlichen Befund erhob Smith (1971) bei Grünzügelpapageien (*Pionites melanocephala*). Sie benutzten ebenfalls fast immer den gleichen Fuß bei der Nahrungsaufnahme, wechselten dagegen den Fuß beim Einnehmen der Ruhe- und Schlafposition.

Generell gesehen legen die unterschiedlichen Ergebnisse der verschiedenen Bearbeiter die Vermutung nahe, daß die Händigkeit bei Papageien nicht genetisch determiniert ist, sondern — ebenso wie beim Menschen — durch äußere Einflüsse, z. B. durch die Lage im Ei, durch Lernen, Erfahrung und Anpassungsprozesse zustandekommt. Letztendliche Klarheit ist aus unseren Beobachtungen allerdings nicht zu gewinnen. Möglicherweise könnten Untersuchungen an isoliert handaufgezogenen Jungvögeln weiterführende Ergebnisse bringen.

Zusammenfassung

28 Amazonenpapageien in 7 Arten wurden bei der Aufnahme von Futter, bei der Aufnahme von Gegenständen ohne Futtervalenz und beim Einnehmen der einbeinigen Sitzhaltung auf ihre Händigkeit untersucht. 26 Tiere zeigten bei der Nahrungsaufnehme eine 100prozentige Händigkeit, 16 waren Links- und 10 Rechtshänder. Bei der Aufnahme von Gegenständen ohne Futtervalenz waren nur noch 16 Vögel in gleicher Weise zu 100 % händig, derweil die übrigen Tiere entweder beide Füße benutzten oder keine ausreichenden Ergebnisse lieferten. Ein bevorzugter Fuß beim Einnehmen der Sitzhaltung war bei den meisten Vögeln nicht zu ermitteln. 7 zeigten eine Links-, 7 eine Rechtspräferenz. Tendentiell ergaben sich in nur 5 Fällen Übereinstimmungen mit dem bevorzugten Fuß bei der Nahrungsaufnahme. Die Ergebnisse werden mit den Befunden aus der Literatur verglichen und diskutiert.

Literatur

Aeckerlein, W. (1986): Die Ernährung des Vogels. — Stuttgart.
Friedmann, H. & M. Davies (1938): "Left-handedness" in parrots. — Auk 55: 478—480.
Grzimek, B. (1966): 20 Tiere und ein Mensch. — Stuttgart und Hamburg.
Lantermann, W. (1985): Beiträge zur Fortpflanzung und Jugendentwicklung einiger Festland-Amazonenarten. — Die Voliere 8: 74—79.

Lantermann, W. (1988): Einige Beobachtungen bei der Brut der Ecuadoramazone (*Amazona autumnalis lilacina*) in Menschenobhut. — Gef. Welt 112: 340—343.
Lantermann, W. (1980a): Großpapageien — Wesen, Verhalten, Bedürfnisse. — Stuttgart.
Lantermann, W. (1990b): Bemerkungen über die Zucht von Amazonenpapageien im IPF Oberhausen. — Zs. Kölner Zoo 33: 107—114.
Lantermann, W. & B. Wildschrei (im Druck): Einige Bemerkungen zur Ambivalenz sexueller Verhaltensweisen bei Mülleramazonen (*Amazona farinosa*). — Die Voliere.
McNeil, R. & M. Martinez (1967): Asymétrie bilatérale des os longs des membres du pigeon *Columba livia* et du perroquet *Amazona amazonica*. — Rev. Can. Biol. 26: 273—286.
McNeil, R., J. R. Rodriguez & D. M. Figuera (1971): Handedness in the Brown-throated parakeet *Aratinga pertinax* in relation with skeletal asymetry. — Ibis 113: 494—499.
Smith, G. A. (1971): The use of the foot in feeding, with special reference to parrots. — Avic. Mag. 77: 93—100.
Snyder, N. F. R., J. W. Wiley & C. B. Kepler (1987): The parrots of Luquillo: natural history and conservation of the Puerto Rican parrot. — Los Angeles.

Werner Lantermann, Institut für Papageienforschung, Drostenkampstr. 15, DW-4200 Oberhausen 11. — Bettina Wildschrei, Roggenstr. 18, DW-4200 Oberhausen 11.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 1	S. 55—65	Bonn, März 1991

Etude comparative du crâne chez des Ramphastidae (Aves, Piciformes)

Elizabeth Höfling

Abstract. In a sample of 99 skulls from the osteological collection of the Museu Paraense Emílio Goeldi (Belém, Pará, Brazil) we have studied the morphology and the frontonasal suture, as well as 33 skull and mandibular measurements in 7 species of Ramphastidae (*Selenidera maculirostris*, *Pteroglossus inscriptus*, *P. bitorquatus*, *P. aracari*, *Ramphastos tucanus*, *R. toco*, *R. vitellinus*). We observed that the morphological variations of the skull occur in a lesser degree than those of the beak, and that the morphological variation of the frontonasal suture is intraspecific. The analysis of the craniometric data has shown that the length and the posterior width of the skull, in the whole sample, have coefficients of variation of only 8.71 and 13.26 %, respectively, while the coefficient of variation of the length of the upper maxilla has a value of 30.30 %.

Key words. Ramphastidae, morphology, skull, craniometric data.

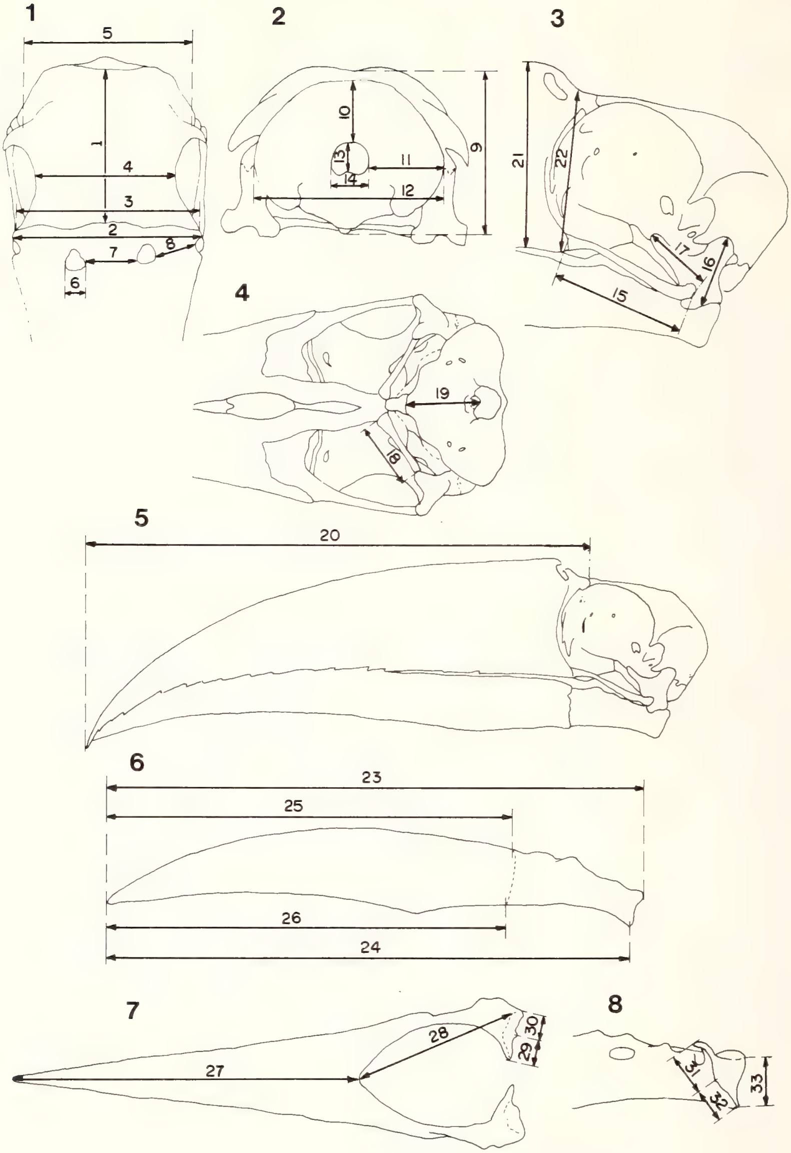
Introduction

Parmi les Piciformes, les Ramphastidés, qui ont une distribution néotropicale (Haffer 1974), sont toujours rapprochés des Capitonidés (Ridgway 1914, van Tyne 1955, Burton 1984). Les travaux de van Tyne (1955) et de Novaes (1949) discutent l'évolution et les variations du genre *Ramphastos*. Chez les Ramphastidés, le bec est la structure qui a le plus attiré l'attention des chercheurs; à cet égard, van Tyne (1955) et Lüdicke (1960) citent la remarque de Huxley (1942) pour les Bucérotidés en soulignant que le bec augmente plus rapidement de taille que le reste du corps au cours de la croissance.

Sur la base de la description morphologique du crâne de *Ramphastos tucanus* (Höfling & Gasc 1984a et 1984b), nous avons entrepris une comparaison au sein d'une série afin de dégager les différences significatives entre les diverses parties du crâne: de même, au sein de chaque espèce, nous avons comparé les crânes des mâles et des femelles.

Matériel et méthode

Cette étude a été réalisée sur un échantillonnage de 99 crânes de Ramphastidae appartenant à la collection ostéologique de Museu Paraense Emílio Goeldi, Belem, Pará. La liste suivante correspond au matériel utilisé: *Ramphastos tucanus* Linnaeus, 1758: 11 ♀ (n° col. MPEG: 278, 563, 612, 766, 944, 1364, 1628, 2026, 2028, 3125); 19 ♂ (n° col. MPEG: 530, 552, 639, 733, 895, 945, 947, 970, 972, 1146, 1317, 2027, 2029, 2030, 2031, 2032, 2033, 2034 et 2045); 7 sexe indéterminé (n° col. MPEG: 349, 597, 737, 958, 974, 975 et 1526). *Ramphastos toco* Müller, 1776: 2 ♀ (n° col. MPEG: 946 et 2046); 3 ♂ (n° col. MPEG: 969, 1145 et 2035); 1 sexe indéterminé (n° col. MPEG: 1329). *Ramphastos vitellinus* Lichtenstein, 1823: 6 ♀ (n° col. MPEG: 486, 493, 564, 640, 1490 et 2038); 6 ♂ (n° col. MPEG: 531, 599, 616, 1225, 2036 et 2037); 1 sexe indéterminé (n° col. MPEG: 1629). *Selenidera maculirostris* Lichtenstein,


1
5
1
4
3
2
7
8
6
2
10
9
13
11
14
12
3
21
22
17
16
15
4
19
18
5
20
6
23
25
26
24
7
28
30
29
27
8
31
32
33

Figs. 1—8: Dimensions déterminées (1) sur la face dorsale de la région postérieure du crâne, (2) sur la face postérieure du crâne, (3) sur la face latérale gauche de la région postérieure du crâne, (4) sur la face ventrale de la région postérieure du crâne, (5) sur le culmen du bec, représenté en vue latérale, (6) sur la mâchoire inférieure représentée en vue ventrale, (7) sur la mâchoire inférieure représentée en vue ventrale, (8) sur la partie postéro-médiale de la mâchoire inférieure.

1823: 1 ♀ (n° col. MPEG: 890); 6 ♂ (n° col. MPEG: 590, 593, 708, 838, 938 et 2044). *Pteroglossus aracari* Linnaeus, 1758: 10 ♀ (n° col. MPEG: 267, 279, 439, 510, 572, 631, 1474, 1509, 2040 et 2042); 9 ♂ (n° col. MPEG: 496, 614, 630, 631, 1459, 1473, 1485, 2041 et 2043); 1 sexe indéterminé (n° col. MPEG: 1511). *Pteroglossus bitorquatus* Vigors, 1826: 1 ♀ (n° col. MPEG: 573); 2 ♂ (n° col. MPEG: 494 et 1447). *Pteroglossus inscriptus* Swainson, 1822: 3 ♀ (n° col. MPEG: 601, 1217 et 1420); 10 ♂ (n° col. MPEG: 487, 600, 918, 919, 1316, 1328, 1421, 1422, 1460 et 2186).

Tous les exemplaires ont été récoltés dans la région de Belém, la grande majorité provenant du Parc Zoologique du Musée Goeldi.

Au début du travail, nous avons mesuré 49 dimensions différentes sur chacun des crânes. Ayant constaté ultérieurement que certaines d'entre elles n'étaint pas déterminées avec précision, nous les avons abandonnées et nous nous sommes limitée aux 33 dimensions qui sont définies dans les figures 1 à 8. Plusieurs crânes qui étaient endommagés ou incomplets, ne nous ont pas permis de faire toutes ces mesures. Les dimensions de becs sans ramphothèque ou dont l'extrémité était brisée, n'ont pas été considérées. Nous avons fait toutes les mesures avec un pied à coulisse Mitutoyo de 300 mm.

Tableau 1: Résultats de mesures 1 à 9, définies sur les figures 1 à 4.

		R. tucanus			*R. toco*			*R. vitellinus*			*S. maculirostris*			*P. aracari*			*P. bitorquatus*			*P. inscriptus*		
MES.		F	M	I	F	M	I	F	M	I	F	M	I	F	M	I	F	M	I	F	M	I
1	x̄	3,45	3,47	3,43	3,20	3,19	3,07	3,24	3,24	3,41	3,10	3,04	-	3,07	3,05	3,14	2,68	2,81	-	2,73	2,78	-
	σ	0,18	0,18	0,13	0,02	0,17	-	0,14	0,18	-	-	0,12	-	0,04	0,08	-	-	0,04	-	0,02	0,06	-
	N	11	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
2	x̄	2,96	2,89	2,91	3,01	3,10	2,83	2,37	2,32	2,39	1,77	1,79	-	2,48	2,48	2,53	1,96	2,14	-	1,91	1,93	-
	σ	0,11	0,18	0,11	0,11	0,08	-	0,13	0,23	-	-	0,09	-	0,09	0,13	-	-	0,11	-	0,02	0,04	-
	N	11	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
3	x̄	3,10	2,96	3,02	3,29	3,37	2,89	2,39	2,36	2,16	1,92	1,87	-	2,39	2,49	2,39	1,78	2,17	-	1,92	1,87	-
	σ	0,17	0,23	0,17	0,09	0,12	-	0,08	0,24	-	-	0,10	-	0,19	0,16	-	-	0,17	-	0,04	0,07	-
	N	11	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
4	x̄	2,86	2,59	2,81	3,35	3,32	2,62	2,32	2,12	2,53	1,45	1,37	-	2,08	2,07	2,07	1,57	1,70	-	1,61	1,55	-
	σ	0,43	0,26	0,25	0,30	0,09	-	0,26	0,41	-	-	0,15	-	0,13	0,17	-	-	0,13	-	0,06	0,09	-
	N	11	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
5	x̄	2,88	2,87	2,85	2,85	2,99	2,95	2,57	2,55	2,60	2,11	2,13	-	2,39	2,31	2,46	2,04	2,14	-	2,02	2,07	-
	σ	0,10	0,08	0,14	0,02	0,10	-	0,18	0,11	-	-	0,06	-	0,09	0,11	-	-	0,04	-	0,06	0,05	-
	N	11	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
6	x̄	0,49	0,47	0,48	0,45	0,46	0,55	0,41	0,42	0,38	0,25	0,25	-	0,27	0,26	0,38	0,19	0,18	-	0,22	0,21	-
	σ	0,04	0,04	0,03	0,05	0,04	-	0,03	0,04	-	-	0,02	-	0,05	0,04	-	-	0,02	-	0,00	0,02	-
	N	11	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
7	x̄	1,05	0,99	1,00	0,96	0,89	0,83	0,92	0,82	0,88	0,83	0,87	-	1,15	1,13	1,13	0,99	1,04	-	0,81	0,81	-
	σ	0,10	0,10	0,04	0,01	0,05	-	0,13	0,16	-	-	0,06	-	0,10	0,14	-	-	0,13	-	0,01	0,05	-
	N	11	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
8	x̄	0,72	0,67	0,67	0,76	0,86	0,52	0,52	0,50	0,55	0,50	0,51	-	0,68	0,72	0,59	0,58	0,76	-	0,65	0,67	-
	σ	0,09	0,09	0,08	0,11	0,09	-	0,06	0,08	-	-	0,04	-	0,06	0,07	-	-	0,04	-	0,01	0,04	-
	N	11	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
9	x̄	2,56	2,58	2,56	2,48	2,54	2,54	2,28	2,34	2,38	1,94	1,81	-	2,25	2,20	2,10	1,77	1,85	-	1,79	1,83	-
	σ	0,10	0,10	0,08	0,01	0,07	-	0,04	0,09	-	-	0,09	-	0,11	0,15	-	-	-	-	0,15	0,10	-
	N	10	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	1	-	3	9	-
10	x̄	0,98	1,02	1,05	1,01	0,99	1,07	0,90	0,85	0,83	0,65	0,65	-	0,82	0,82	0,80	0,62	0,76	-	0,62	0,61	-
	σ	0,09	0,07	0,05	0,13	0,11	-	0,10	0,11	-	-	0,06	-	0,09	0,06	-	-	0,12	-	0,02	0,05	-
	N	11	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
11	x̄	1,14	1,14	1,09	1,19	1,23	1,16	0,92	0,95	0,96	0,82	0,83	-	0,97	0,91	0,98	0,78	0,83	-	0,69	0,75	-
	σ	0,07	0,07	0,12	0,01	0,03	-	0,04	0,02	-	-	0,07	-	0,06	0,06	-	-	0,00	-	0,04	0,03	-
	N	11	19	7	2	3	1	5	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
12	x̄	2,99	2,98	2,96	3,20	3,22	3,02	2,50	2,55	2,54	2,24	2,22	-	2,51	2,42	2,55	2,13	2,19	-	1,96	2,02	-
	σ	0,15	0,13	0,10	0,03	0,04	-	0,07	0,06	-	-	0,09	-	0,15	0,16	-	-	0,16	-	0,11	0,05	-
	N	11	19	7	2	3	1	5	6	1	1	6	-	9	9	1	1	2	-	3	10	-
13	x̄	0,60	0,59	0,57	0,60	0,61	0,57	0,50	0,51	0,51	0,41	0,41	-	0,47	0,48	0,44	0,40	0,49	-	0,38	0,41	-
	σ	0,04	0,06	0,03	0,04	0,03	-	0,06	0,04	-	-	0,03	-	0,03	0,04	-	-	0,02	-	0,05	0,03	-
	N	11	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	9	-
14	x̄	0,73	0,75	0,70	0,76	0,79	0,78	0,67	0,68	0,67	0,61	0,58	-	0,65	0,67	0,66	0,61	0,58	-	0,57	0,56	-
	σ	0,03	0,04	0,03	0,03	0,03	-	0,02	0,03	-	-	0,01	-	0,04	0,04	-	-	0,01	-	0,01	0,03	-
	N	11	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	9	-
15	x̄	2,36	2,56	2,48	2,54	2,79	2,70	2,19	2,24	2,02	2,01	1,98	-	2,13	2,12	2,14	1,91	1,85	-	1,63	1,69	-
	σ	0,11	0,22	0,23	0,06	0,21	-	0,10	0,15	-	-	0,06	-	0,08	0,08	-	-	0,01	-	0,09	0,07	-
	N	10	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
16	x̄	1,10	1,14	1,09	1,17	1,53	1,09	0,94	0,96	1,00	0,72	0,78	-	0,84	0,87	0,88	0,83	0,78	-	0,70	0,73	-
	σ	0,06	0,06	0,09	-	0,01	-	0,04	0,03	-	-	0,03	-	0,05	0,06	-	-	0,03	-	0,02	0,05	-
	N	10	18	7	1	3	1	5	6	1	1	6	-	9	9	1	1	2	-	3	9	-
17	x̄	1,52	1,50	1,54	1,63	1,63	1,62	1,24	1,30	1,27	1,01	1,06	-	1,30	1,31	1,31	1,04	1,06	-	0,98	0,98	-
	σ	0,16	0,10	0,05	-	0,02	-	0,06	0,02	-	-	0,06	-	0,07	0,05	-	-	0,01	-	0,01	0,05	-
	N	10	19	7	1	3	1	6	6	1	1	6	-	9	9	1	1	2	-	3	9	-
18	x̄	1,32	1,33	1,35	1,31	1,38	1,22	1,17	1,21	1,18	0,92	0,97	-	1,16	1,12	1,09	0,99	1,03	-	0,89	0,93	-
	σ	0,08	0,07	0,09	0,10	0,03	-	0,05	0,06	-	-	0,06	-	0,05	0,05	-	-	0,05	-	0,01	0,07	-
	N	7	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	9	-
19	x̄	1,28	1,29	1,24	1,20	1,23	1,23	1,13	1,14	1,19	0,94	0,98	-	1,02	1,02	1,06	0,92	1,00	-	0,89	0,90	-
	σ	0,06	0,09	0,10	0,02	0,04	-	0,04	0,05	-	-	0,04	-	0,07	0,04	-	-	0,02	-	0,02	0,06	-
	N	11	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	9	-

Chez les espèces représentées par plusieurs exemplaires, nous avons calculé pour chaque dimension, la moyenne x, l'écart-type σ et la variance v, en séparant les mâles M; les femelles F et les individus I dont le sexe n'était pas déterminé. Quand il n'y avait qu'un exemplaire, la mesure unique était également considérée en fonction de M, F ou I.

En ce qui concerne la mâchoire inférieure, nous avons calculé la moyenne et l'écart-type pour la relation: (mesure 27) / (mesure 27 + mesure 28), après en avoir transformé les valeurs individuelles selon x' = arc sin $\sqrt{x}$ pour normaliser les distributions. Nous avons ensuite calculé la moyenne ainsi que l'intervalle de confiance de la moyenne ($\bar{x}$) et de la variable aléatoire (x) d'après les données transformées (x = sin² x') de cette même relation chez des groupes différents).

Chez les espèces offrant un plus grand nombre d'exemplaires (*R. tucanus*, *R. vitellinus*, *P. aracari* et *P. inscriptus*), nous avons recherché au moyen du test t, s'il y avait des différences significatives entre les mâles et les femelles. Nous avons aussi utilisé le test F pour vérifier si les variances étaient homogènes; dans le cas contraire, le test a été corrigé de façon adéquate.

La suture fronto-nasale a été représentée schématiquement en vue dorsale pour tous les exemplaires (Figs. 9 à 15).

Tableau 2: Résultats des mesures 20 à 33 définies sur les figures 5 à 8, plus les valeurs de la relation (mesure 27/mesure 27 + mesure 28) («34»), les moyennes transformées ainsi que les intervalles de confiance à 95 % de cette relation («35»).

		R. tucanus			*R. toco*			*R. vitellinus*			*S. maculirostris*			*P. aracari*			*P. bitorquatus*			*P. inscriptus*		
MES.		F	M	I	F	M	I	F	M	I	F	M	I	F	M	I	F	M	I	F	M	I
20	$\bar{x}$	14,63	14,64	13,27	13,96	17,82	10,42	10,15	10,24	11,86	5,48	5,60	-	10,30	11,25	10,65	7,71	9,34	-	6,89	7,38	-
	σ	1,70	2,56	0,91	-	2,03	-	1,46	1,80	-	-	0,27	-	0,93	1,28	-	-	0,06	-	0,37	0,35	-
	N	9	15	5	1	2	1	6	6	1	1	5	-	10	8	1	1	2	-	3	8	-
21	$\bar{x}$	3,49	3,24	3,16	3,33	3,77	2,81	2,61	2,48	3,09	1,30	1,36	-	2,09	2,14	2,08	1,52	1,84	-	1,40	1,40	-
	σ	0,20	0,31	0,28	1,01	0,28	-	0,26	0,23	-	-	0,11	-	0,15	0,16	-	-	0,06	-	0,09	0,05	-
	N	11	19	6	2	3	1	5	6	1	1	6	-	10	8	1	1	2	-	3	10	-
22	$\bar{x}$	2,56	2,44	2,39	2,81	2,80	2,21	1,94	1,89	2,30	1,01	1,09	-	1,53	1,58	1,64	1,30	1,43	-	1,28	1,29	-
	σ	0,15	0,26	0,13	0,04	0,07	-	0,24	0,26	-	-	0,09	-	0,15	0,20	-	-	0,08	-	0,06	0,05	-
	N	11	19	6	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	8	1	1	2	-	3	10	-
23	$\bar{x}$	15,81	15,72	14,58	15,10	17,51	12,07	11,45	11,67	12,96	6,79	7,57	-	11,73	12,66	12,00	9,15	10,66	-	8,29	8,86	-
	σ	1,65	2,13	0,95	-	0,95	-	1,51	1,74	-	-	0,29	-	1,04	1,18	-	-	0,24	-	0,46	0,34	-
	N	9	15	5	1	2	1	6	6	1	1	5	-	10	8	1	1	2	-	3	7	-
24	$\bar{x}$	15,42	15,24	14,18	14,81	16,90	11,77	11,13	11,36	12,61	6,58	7,28	-	11,45	12,37	11,78	8,90	10,37	-	7,99	8,59	-
	σ	1,64	1,93	0,91	-	0,95	-	1,42	1,70	-	-	0,31	-	1,06	1,19	-	-	0,29	-	0,45	0,34	-
	N	9	15	5	1	2	1	6	6	1	1	5	-	10	8	1	1	2	-	3	7	-
25	$\bar{x}$	13,49	13,22	12,02	12,43	14,72	9,26	8,86	9,58	10,83	4,72	5,70	-	9,70	10,59	10,03	7,32	8,69	-	6,67	7,14	-
	σ	1,56	1,98	0,83	-	0,82	-	0,88	1,78	-	-	0,30	-	1,03	1,19	-	-	-	-	0,44	0,33	-
	N	9	15	5	1	2	1	5	6	1	1	5	-	9	8	1	1	1	-	3	7	-
26	$\bar{x}$	13,15	12,80	11,89	12,24	14,29	9,00	8,52	9,25	10,44	4,72	5,68	-	10,02	10,89	10,10	7,39	8,86	-	6,82	7,26	-
	σ	1,48	1,98	0,79	-	0,89	-	0,85	1,68	-	-	0,31	-	1,03	1,17	-	-	0,07	-	0,50	0,34	-
	N	9	15	5	1	2	1	5	6	1	1	5	-	9	8	1	1	2	-	3	7	-
27	$\bar{x}$	10,72	10,18	9,32	10,14	12,20	6,61	6,76	6,85	8,42	2,76	3,44	-	7,74	8,46	7,70	5,43	6,89	-	4,95	5,40	-
	σ	1,38	2,00	0,82	-	0,81	-	1,37	1,78	-	-	0,12	-	1,00	1,10	-	-	0,14	-	0,37	0,42	-
	N	9	15	5	1	2	1	6	6	1	1	5	-	10	8	1	1	2	-	3	7	-
28	$\bar{x}$	4,96	5,25	5,01	4,89	4,95	5,22	4,54	4,72	4,58	3,83	3,88	-	3,96	4,07	4,18	3,68	3,57	-	3,14	3,39	-
	σ	0,31	0,29	0,32	0,04	0,21	-	0,14	0,22	-	-	0,15	-	0,21	0,16	-	-	0,16	-	0,12	0,18	-
	N	11	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
29	$\bar{x}$	1,35	1,31	1,29	1,44	1,42	1,41	1,14	1,15	1,16	0,90	0,95	-	1,10	1,08	1,13	0,92	0,90	-	0,81	0,83	-
	σ	0,08	0,06	0,06	0,04	0,06	-	0,05	0,05	-	-	0,06	-	0,08	0,07	-	-	0,06	-	0,02	0,04	-
	N	11	18	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
30	$\bar{x}$	0,80	0,79	0,79	0,86	0,84	0,93	0,70	0,72	0,66	0,48	0,57	-	0,63	0,63	0,61	0,50	0,53	-	0,48	0,48	-
	σ	0,07	0,07	0,07	0,04	0,01	-	0,06	0,05	-	-	0,03	-	0,05	0,05	-	-	0,04	-	0,05	0,03	-
	N	11	18	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
31	$\bar{x}$	1,31	1,27	1,27	1,39	1,32	1,35	1,11	1,13	1,00	0,82	0,88	-	1,03	1,03	1,02	0,84	0,84	-	0,78	0,77	-
	σ	0,09	0,06	0,09	0,01	0,10	-	0,05	0,05	-	-	0,04	-	0,05	0,08	-	-	0,11	-	0,01	0,05	-
	N	11	18	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
32	$\bar{x}$	0,75	0,71	0,73	0,78	0,77	0,79	0,64	0,66	0,60	0,45	0,52	-	0,62	0,58	0,58	0,42	0,53	-	0,45	0,48	-
	σ	0,08	0,05	0,05	0,03	0,04	-	0,07	0,10	-	-	0,04	-	0,07	0,04	-	-	0,03	-	0,04	0,05	-
	N	11	18	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
33	$\bar{x}$	0,67	0,67	0,66	0,63	0,72	0,67	0,52	0,50	0,54	0,50	0,45	-	0,50	0,53	0,37	0,45	0,44	-	0,39	0,42	-
	σ	0,05	0,07	0,03	0,01	0,01	-	0,03	0,04	-	-	0,03	-	0,05	0,07	-	-	0,02	-	0,05	0,02	-
	N	11	19	7	2	3	1	6	6	1	1	6	-	10	9	1	1	2	-	3	10	-
"34"	$\bar{x}$	0,56	0,54	0,53	0,55	0,58	0,48	0,50	0,50	0,54	0,40	0,43	-	0,54	0,55	0,54	0,51	0,54	-	0,51	0,51	-
	σ	0,02	0,03	0,02	-	0,01	-	0,03	0,04	-	-	0,01	-	0,02	0,02	-	-	0,00	-	0,01	0,01	-
	N	9	15	5	1	2	1	6	6	1	1	5	-	10	8	1	1	2	-	3	7	-
"35"	$\bar{x}$	0,68	0,65	0,63	0,67	0,72	0,55	0,59	0,59	0,65	0,41	0,47	-	0,66	0,67	0,65	0,60	0,66	-	0,61	0,61	-
	I.S. ($\bar{x}$)	0,66-0,70	0,62-0,68	0,59-0,68	-	0,62-0,80	-	0,54-0,64	0,52-0,65	-	-	0,46-0,48	-	0,64-0,68	0,65-0,70	-	-	0,61-0,70	-	0,57-0,65	0,59-0,63	-
	I.S. (x)	0,62-0,74	0,53-0,76	0,53-0,74	-	0,58-0,84	-	0,47-0,71	0,42-0,74	-	-	0,45-0,49	-	0,59-0,73	0,60-074	-	-	0,59-0,72	-	0,53-0,68	0,57-0,66	-

Résultats et discussion

Les tableaux 1 et 2 présentent les résultats des mesures concernant les 33 dimensions différentes définies dans les figures 1 à 8 chez *R. tucanus*, *R. toco*, *R. vitellinus*, *S. maculirostris*, *P. aracari*, *P. bitorquatus* et *P. inscriptus*, pour les femelles (F), les mâles (M) et les individus à sexe non déterminé (I). Ces résultats comprennent, pour chaque espèce (F, M ou I) ayant plusieurs exemplaires, la moyenne, l'écart-type et le numéro de l'echantillon.

Le tableau 2 présente aussi les valeurs de la relation (mesure 27) / (mesure 27 + mesure 28) (Tab. 2—«34») ainsi que les moyennes transformées et les intervalles de confiance à 95 % de cette relation (Tab. 2—«35»).

Les résultats de mesures qui mettent en évidence une différence significative entre les sexes, avec un risque de 5 %, sont rapportés dans le tableau 3. On constate que parmi les six moyennes obtenues chez *Ramphastos tucanus*, deux seulement (Tab. 3 — mesure 15 et mesure 28) présentent une différence significative avec un risque de 1 %. Par ailleurs nous avons observé que pour certaines dimensions, la moyenne était plus grande chez les femelles tandis que pour d'autres, d'elle était plus grande chez les mâles (Tab. 3).

En ce qui concerne la longueur de la mâchoire supérieure (Tab. 2—20), nous pouvons voir que chez les mâles, elle atteint de plus grandes dimensions. Ceci a été observé chez les Ramphastidae en général (Haffer 1974; Sick 1985).

Dans l'ensemble des mesures, on remarque que certaines dimensions de la boîte crânienne, comme la longueur (mesure 1) et la largeur postérieure (mesure 5), varient peu d'une espèce à l'autre, alors que la longueur du bec mesurée chez ces mêmes espèces montre des différences importantes. Dans l'échantillonnage total, l'analyse de ces trois données crâniométriques a montré qu'elles possédaient respectivement des coefficients de variation de 8,7 %, 13,26 % et T 30,30 %.

S. maculirostris est la seule espèce où la distance symphyse-extrémité du bec (mesure 27 = pars symphisialis) est plus petite que la distance symphyse-apophyse

Tableau 3: Mesures qui mettent en évidence une différence significative entre les sexes, avec un risque de 5 %.

MESURE	ESPÈCE	t	d.l	P.	CONCLUSION
CRÂNE (4)	*R. tucanus*	2,12	28	0,0213	F>M
CRÂNE (15)	*R. tucanus*	3,30	27	0,0014	M>F
MÂCHOIRE SUP. (21)	*R. tucanus*	2,37	28	0,0125	F>M
MÂCHOIRE INF. (24)	*P. inscriptus*	2,35	8	0,0234	M>F
MÂCHOIRE INF. (28)	*R. tucanus*	2,67	28	0,0062	M>F
MÂCHOIRE INF. (28)	*P. inscriptus*	2,26	11	0,0225	M>F

ventrale de l'angulaire (mesure 28). Les données du tableau 2 («35») corroborent cette observation: la moyenne (x) de la relation (mesure 27 / mesure 27 + mesure 28) n'est inférieure à 50 % que chez *S. maculirostris.*

Ce type de bec à symphyse courte par rapport à la morphologie généralement rencontrée dans le groupe se trouve aussi chez les Galbulidae, où *Jacamerops aurea* (Donatelli 1987) présente une pars symphisialis d'environ la moitié de la longueur totale de la mandibule alors qu'elle atteint les deux tiers chez les espèces du genre *Galbula* et *Brachigalba lugubris.* Toutefois, chez les Galbulidae, la symphyse même courte, prend une part beaucoup plus importante de la longueur totale de la mandibule que chez *S. maculirostris.*

A propos de la suture fronto-nasale, nous pouvons faire les considérations suivantes. Chez *R. tucanus* (Fig. 9), nous avons relevé une variation intra-spécifique: chez six exemplaires (F 2028, F 2026, F 1364, M 945, M 1317 et M 970), la mâchoire supérieure est encastrée dans l'os frontal, atteignant les bords dorso-latéraux des orbites. Cette caractéristique a déjà été décrite pour le crâne de cette espèce (Höfling & Gasc

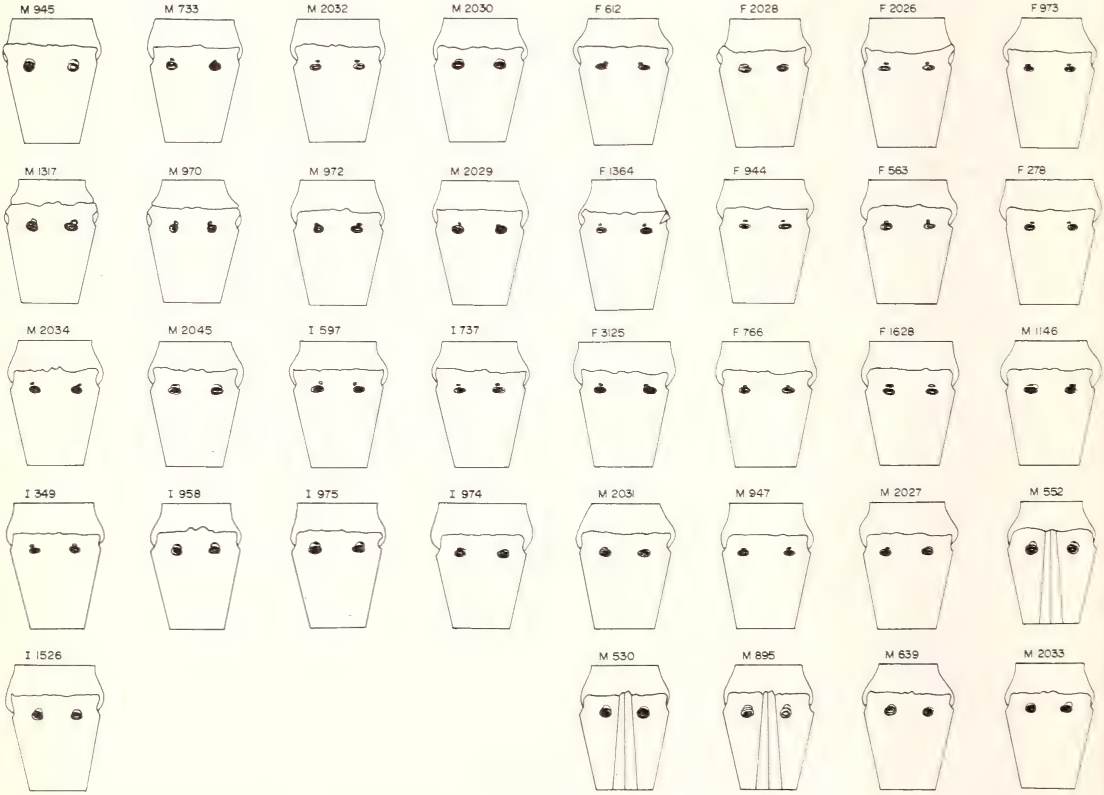
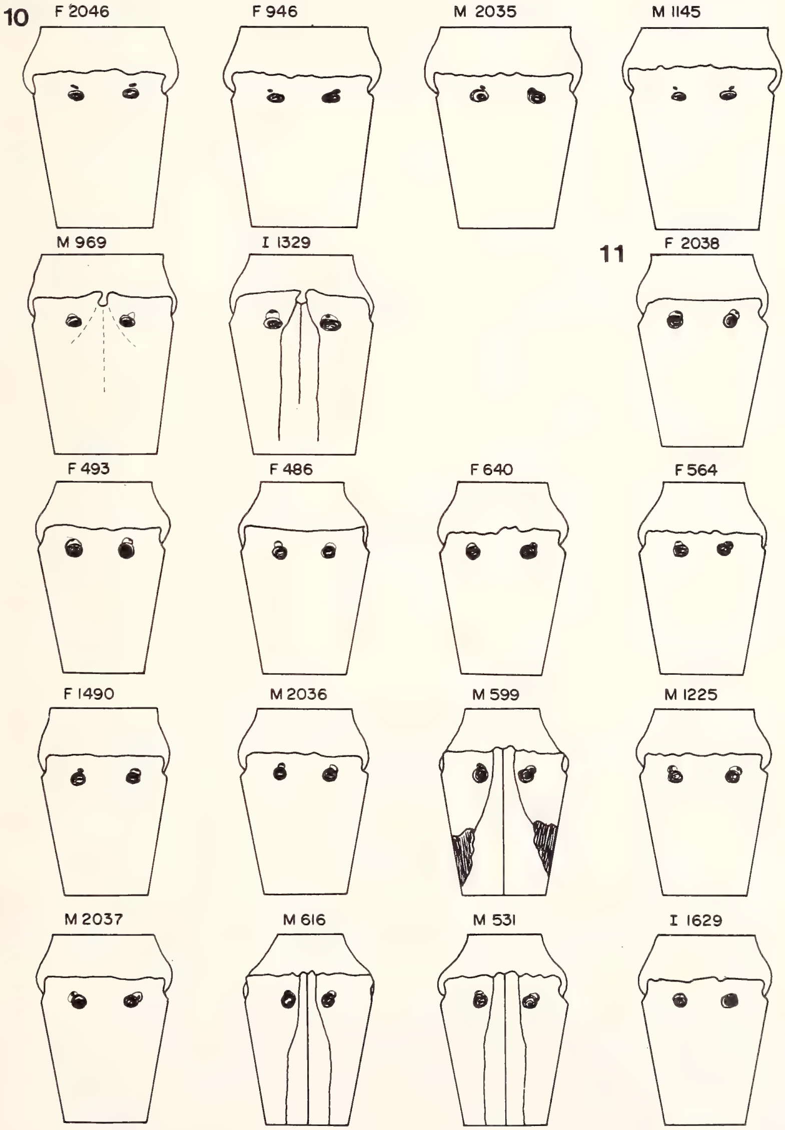

M 945
M 733
M 2032
M 2030
F 612
F 2028
F 2026
F 973
M 1317
M 970
M 972
M 2029
F 1364
F 944
F 563
F 278
M 2034
M 2045
I 597
I 737
F 3125
F 766
F 1628
M 1146
I 349
I 958
I 975
I 974
M 2031
M 947
M 2027
M 552
I 1526
M 530
M 895
M 639
M 2033

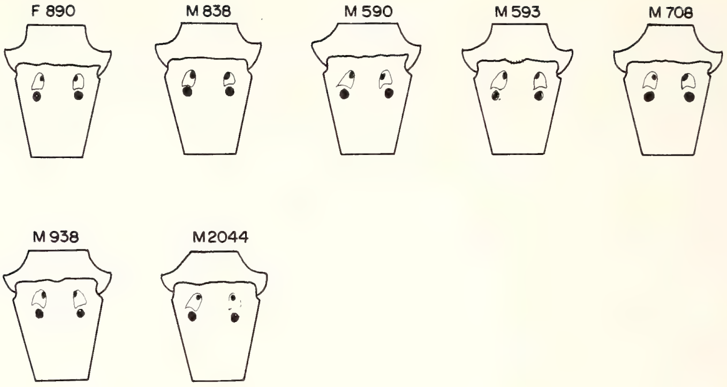
Fig. 9: Représentation schématique dorsale du crâne, au niveau de la suture fronto-nasale, chez *R. tucanus.*

1984a), mais sur 37 spécimens mesurés nous pouvons constater qu'environ 16 % seulement des individus montrent l'encastrement de la mâchoire supérieure dans les os frontaux. En outre, chez trois exemplaires de *R. tucanus* (M 552, M 530 et M 895), les os nasaux, bien individualisés, ne sont pas fusionnés à d'autres os de la mâchoire supérieure.

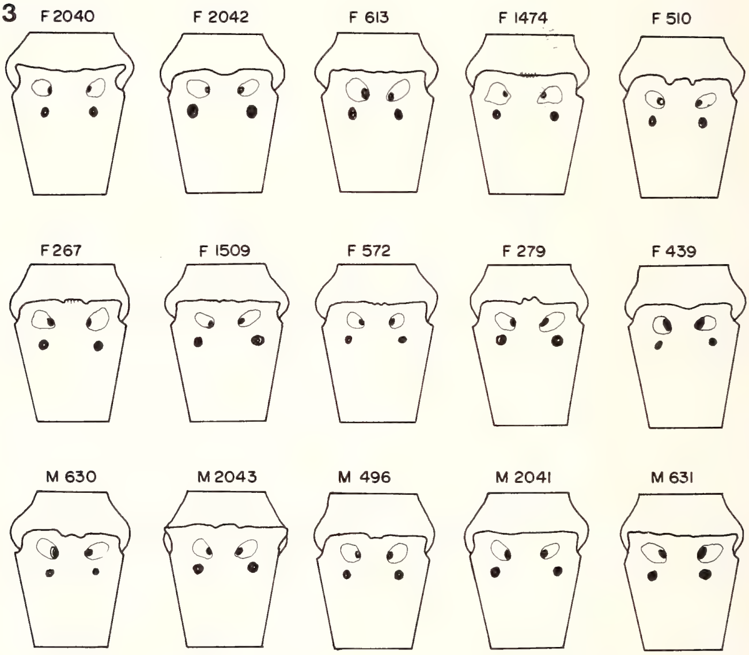

10
F 2046
F 946
M 2035
M 1145
M 969
I 1329
11
F 2038
F 493
F 486
F 640
F 564
F 1490
M 2036
M 599
M 1225
M 2037
M 616
M 531
I 1629

Figs. 10—11: Représentation schématique dorsale du crâne au niveau de la suture fronto-nasale, chez *R. toco* (10) et *R. vitellinus* (11).

12


F 890
M 838
M 590
M 593
M 708
M 938
M 2044

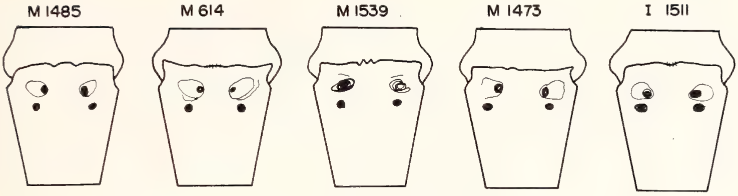
13


F 2040
F 2042
F 613
F 1474
F 510
F 267
F 1509
F 572
F 279
F 439
M 630
M 2043
M 496
M 2041
M 631

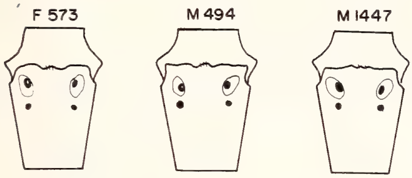
Figs. 12—15: Représentation schématique dorsale du crâne, au niveau de la suture fronto-nasale, chez *S. maculirostris* (12), *P. aracari* (13), *P. bitorquatus* (14) et *P. inscriptus* (15).

Sur deux crânes de *R. toco* (Fig. 10, M 969 et I 1329), parmi les six crânes examinés, la suture fronto-nasale présente une échancrure sur la ligne moyenne, du fait que les os nasaux sont partiellement ou totalement individualisés. Deux exemplaires de *R. vitellinus* ont la mâchoire supérieure encastrée dans les os frontaux (Fig. 11, M 599 et M 616) et un autre exemplaire (Fig. 11, M 531) montre des os nasaux individualisés. Sur l'exemplaire M 599, en retirant la ramphothèque, on peut voir que les surfaces

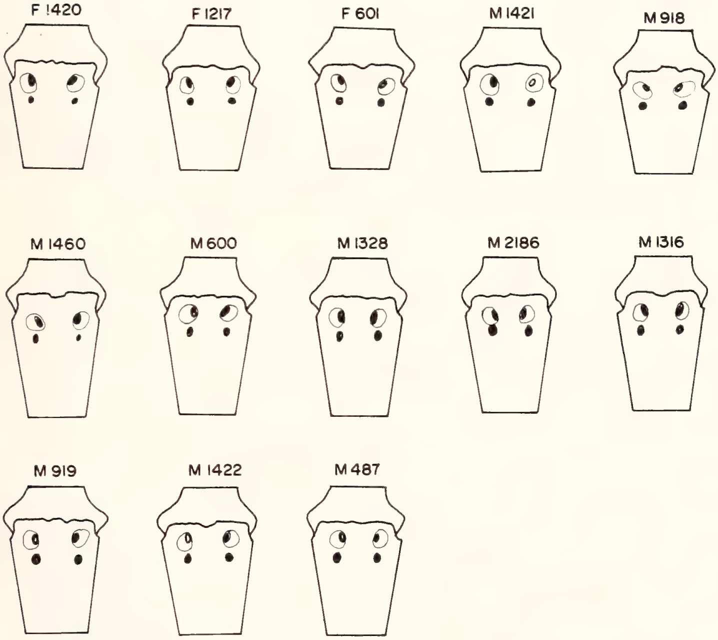
13


M 1485
M 614
M 1539
M 1473
I 1511

14


F 573
M 494
M 1447

15


F 1420
F 1217
F 601
M 1421
M 918
M 1460
M 600
M 1328
M 2186
M 1316
M 919
M 1422
M 487

latérales de la mâchoire supérieure ne sont pas ossifiées. L'oblitération des sutures dans le crâne des oiseaux a été considérée comme un fait important du développement post-embryonnaire limité aux stades initiaux (Ruprecht 1984). En effet, chez tous nos exemplaires, les os de la boîte crânienne étaient soudés, alors que chez certains le maintien des sutures de la mâchoire supérieure laisse penser que leur oblitération aurait eu lieu beaucoup plus tard, si le développement post-embryonnaire avait pu se poursuivre.

Les sept exemplaires de *S. maculirostris* offrent des variations en ce qui concerne la suture fronto-nasale et ne montrent aucun encastrement de la mâchoire supérieure (Fig. 12): les apophyses lacrymales sont bien développées. Chez *P. aracari*, nous n'avons relevé qu'un individu (Fig. 13, M 2043) dont la mâchoire supérieure était encastrée dans les os frontaux et atteignait les bords dorso-latéraux des orbites. Chez *P. bitorquatus* (Fig. 14) et *P. inscriptus* (Fig. 15), les exemplaires étudiés ne montrent pas non plus d'encastrement de la mâchoire supérieure.

Conclusions

1 - La comparaison des espèces étudiées ici montre qu'au contraire des dimensions du bec, les dimensions de la boîte crânienne, n'offrent pas de différences significatives.

2 - Les différences significatives entre mâles et femelles ont été vérifiées pour quatre dimensions crâniennes chez *Ramphastos tucanus* et pour deux seulement chez *Pteroglossus inscriptus*.

3 - Le tracé de la suture fronto-nasale montre une variation morphologique qui est intra-spécifique.

4 - L'analyse des données crâniométriques a montré que la longueur et la largeur postérieure du crâne, dans l'échantillonnage total, possèdent des coefficients de variation respectivement de 8,7 % et 13,26 % alors que pour la longueur de la mâchoire supérieure, ce paramètre atteint 30,30 %.

Remerciements

Je remercie vivement la Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, Brésil, pour son apport financier (PROC 83/1069-7) ainsi que le Museu Paraense Emílio Goeldi et le Docteur Fernando Costa Novaes pour le prêt du matériel ostéologique. Je remercie également le Professeur Paulo Alberto Otto, pour l'analyse statistique des résultats et Pedro Luiz da Rocha pour les dessins.

Zusammenfassung

In einem Muster von 99 Schädeln aus der osteologischen Sammlung des „Museu Paraense Emílio Goeldi" (Belem, Para, Brasilien) haben wir die allgemeine Morphologie, die Stirn-Nasennaht-Verbindung und auch 33 Schädel- und Kiefermessungen bei verschiedenen Vögeln der Familie Ramphastidae untersucht, die zu den folgenden Arten gehören: *Selenidera maculirostris*, *Pteroglossus inscriptus*, *P. bitorquatus*, *P. aracari*, *Ramphastos tucanus*, *R. toco*, *R. vitellinus*. Wir haben beobachtet, daß die morphologischen Variationen der Schädelstrukturen weniger ausgeprägt sind als die des Schnabels, und auch, daß die morphologische Variation der Stirn-Nasennaht-Verbindung intraspezifisch ist. Die statistische Analyse der kraniometrischen Daten in dem gemeinsamen Muster zeigte, daß die Länge und die hintere Breite des Schädels Variationskoeffizienten von nur 8,71 % bzw. 13,26 % aufweisen; im Gegensatz dazu wurde der Variationskoeffizient der Oberkieferlänge auf 30,30 % geschätzt.

Références bibliographiques

Burton, P. J. K. (1984): Anatomy and evolution of the feeding apparatus in the Avian Orders Coraciiformes and Piciformes. — Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.), London 47 (6): 331—443.

Donatelli, R. J. (1987): Osteologia e miologia cranianas de Galbulidae (Aves, Piciformes), com um enfoque filogenético. — Dissertação, São Paulo, Instituto de Biociências, USP 72 p.

Haffer, H. (1974): Avian speciation in tropical South America. — Cambridge Mass., Nuttal. Ornithol. club 390 p (Publ. n° 14).

Höfling, E. & J. P. Gasc (1984a): Biomécanique du crâne et du bec chez *Ramphastos* (Ramphastidae, Aves). I Description des éléments anatomiques. — Gegenbaurs morph. Jahrb., Leipzig, 130 (1): 125—147.

Höfling, E. & J. P. Gasc (1984b): Biomécanique du crâne et du bec chez *Ramphastos* (Ramphastidae, Aves). II Analyse des conditions du mouvement du bec. — Gegenbaurs morph. Jahrb., Leipzig, 130 (2): 235—262.

Huxley, J. (1942): Evolution: The Modern Synthesis. — London.

Lüdicke, M. (1960): Über den Schnabel der Ramphastidae. — Z. Morph. Okol. Tiere, Jena, 48: 650—670.

Novaes, F. C. (1949): Variação nos tucanos brasileiros do gênero *Ramphastos* L. (Ramphastidae, Piciformes). — Revta. bras. Biol., Rio de Janeiro, 9 (3): 285—296.

Ridgway, R. (1914): The birds of North and Middle America. Part IV. — Government. Washington: Printing office.

Ruprecht, A. L. (1984): Correlations of skull measurements in the postembryonic development of the house sparrow *Passer domesticus.* — Acta ornithologica, Warszawa, 20 (2): 147—158.

Sick, H. (1985): Ornitologia brasileira, uma introdução. — Brasília, Ed. Universidade de Brasília, V. 1.

Van Tyne, J. (1955): Evolution in the toucan genus *Ramphastos.* — Proc. 11th. Intern. Ornith. Congr., Basel: 362—368.

Dra Elizabeth Höfling, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, CP. 20520 CEP. 01498, São Paulo, Brasil.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 1	S. 67—73	Bonn, März 1991

Karyologische Untersuchungen an der Omaneidechse *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887

Barbara Fritz, Wolfgang Bischoff & Johannes-Peter Fritz

Abstract. The diploid chromosome complement of *Lacerta jayakari* consists of 38 chromosomes with 36 acrocentric macrochromosomes and 2 microchromosomes. The presence of female heterogamety (ZZ/ZW system), where W is a microchromosome, is reported. One of the small pairs (probably the 15th) are the NOR bearing macrochromosomes. The DNA content/cell is 3.03 pg in the female and 2.88 pg in the male. *L. jayakari* is not closely related to the genus *Gallotia* but to the modern majority of the Lacertidae.

Key words. Sauria, Lacertidae, *Lacerta jayakari*, karyotype, NOR.

Einleitung

Die Omaneidechse *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887 gehört zu den vielen Endemiten der Arabischen Halbinsel. Bis vor kurzem war über dieses Tier, von den morphologischen Angaben Boulengers (1887, 1920) abgesehen, kaum etwas bekannt (Bischoff & Schmidtler 1981). Dies hat sich in den letzten Jahren grundlegend geändert. Auf der Basis neuen Sammlungsmaterials wurden die morphologischen und anatomischen Merkmale genauer beschrieben (Arnold 1972, 1973, 1989). Auch wurden erste ökologische Daten (Arnold 1972, Arnold & Gallagher 1977) und Beschreibungen des Verhaltens und der Fortpflanzungsbiologie veröffentlicht (Bischoff 1981, 1987).

Die systematische Stellung von *L. jayakari* war lange Zeit unklar und wurde demzufolge unterschiedlich bewertet (vgl. den Überblick bei Lutz et al. 1986). Analysen des Paarungsverhaltens zeigten Parallelen zu den Kanareneidechsen der Gattung *Gallotia* (Böhme & Bischoff 1976, Bischoff 1981) und ließen eine sehr lange Isolationszeit vermuten. Dem widersprachen erste immunologische Tests (Engelmann 1982). Albumin-immunologische sowie protein-elektrophoretische Untersuchungen zeigten schließlich, daß die Art zusammen mit der Mehrzahl der rezenten Lacertiden einer Radiation entstammt, die vor etwa 17 bis 20 Mio. Jahren begann (Lutz et al. 1986). Danach hat sie keine nähere Beziehung zu den Kanareneidechsen der Gattung *Gallotia* (seit ca. 33—35 Mio. Jahren isoliert), auch nicht zu den Smaragdeidechsen (*Lacerta* s. str.) (ca. 24 Mio. Jahre isoliert). Nächstverwandt ist sie mit der ebenfalls im Oman-Gebirge endemischen *Lacerta cyanura*. Für beide Arten wurde das Subgenus *Omanosaura* aufgestellt (Lutz et al. 1986). Möglicherweise wäre hier auch die völlig isoliert im Südosten Irans lebende, kaum bekannte *Lacerta mostoufi* anzuschließen. Jedenfalls ist dies unter zoogeographischen und ökologischen Gesichtspunkten wahrscheinlicher als vermutete Beziehungen zum *L. saxicola*-Komplex (Baloutch 1976).

In den letzten Jahren wurden zunehmend karyologische Daten zur Beurteilung systematischer Fragen herangezogen. Ziel dieser Arbeit ist es, entsprechende Daten auch für *Lacerta jayakari* mitzuteilen und zu diskutieren.

Material und Methoden

Zwei Weibchen und ein Männchen von *L. jayakari* standen für die Untersuchungen zur Verfügung. Es sind F_1-Nachkommen von Tieren aus dem Wadi Siji bei Masafi im Oman-Gebirge (Vereinigte Arabische Emirate) (vgl. Bischoff & Schmidtler 1981, Bischoff 1981). Jedem Tier wurden ca. 0.5 ml Blut mittels einer zuvor mit 0,5 ml einer 3,18 %igen Natriumcitratlösung gefüllten 5 ml-Spritze steril entnommen. Aufarbeitung des Vollblutes, Anlegen von Kurzzeit-Leucozytenkulturen und anschließende Chromosomenpräparation erfolgten nach Fritz & Fritz (im Druck), die Färbung der Nucleolus Organisator Region (NOR) nach Howell & Black (1980). Von jedem Individuum wurden mindestens 30 Metaphaseplatten ausgewertet. Die Messung des DNA-Gehaltes nach Ulrich et al. (1988) wurde mittels eines PAS-II-Durchflußzytophotometers (Fa. Partec Münster) durchgeführt.

Ergebnisse

L. jayakari besitzt einen diploiden Karyotyp von 2n = 38. Die männlichen Tiere haben 36 akrozentrische Makro- und 2 Mikrochromosomen (Abb. 1), während bei den Weibchen 35 Makro- und 3 Mikrochromosomen zu finden sind (Abb. 2, 3). In diesen Verhältnissen kommt das Vorliegen von weiblicher Heterogametie zum Ausdruck (ZZ/ZW System). Die $AgNO_3$-positive NOR-Region läßt sich auf einem der kleineren Makrochromosomen (wahrscheinlich Paar 15) terminal lokalisieren (Abb. 4).

Der DNA-Gehalt je Zelle beträgt 3.03 pg bei den Weibchen, bzw. 2.88 pg beim männlichen Tier (Abb. 5).

Diskussion

Die diploide Chromosomenzahl 2n = 38 ist der bei Lacertiden häufigste Karyotyp (Capula et al. 1982, Olmo 1986). Er tritt in der Sammelgattung *Lacerta* und vielen anderen Gattungen der Familie auf. Als Beispiele seien hier genannt: *L. viridis* (Matthey 1949, de Smet 1981, Olmo et al. 1986), *L. agilis* (Matthey 1949, de Smet 1981), *L. trilineata* (Kupriyanova 1986, Gorman 1969 [zit. nach Gorman 1973]) sowie alle bisher untersuchten Arten der Gattungen *Podarcis, Algyroides* und *Eremias* (Olmo et al. 1990). Ausnahmen von dieser Regel finden sich bei einigen Populationen von *L. strigata* (Orlowa & Orlow 1969) sowie bei *L. lepida* (Matthey 1949, Olmo et al. 1986), *L. pater* (Olmo 1990) und *L. princeps* (Olmo 1986, Rykena & Nettmann 1986), die neben nur 32 akrozentrischen noch 2 metazentrische Makrochromosomen sowie 2 Mikrochromosomen besitzen (2n = 36). Damit spricht nichts gegen eine Einbindung von *L. jayakari* in die vor 17 bis 20 Mio. Jahren beginnende Radiation des Großteils der heutigen Lacertiden (vgl. Lutz et al. 1986). Auch die etwas entfernter stehenden Arten der Smaragdeidechsengruppe (übrigens ohne *L. lepida* und *L. princeps* sensu Arnold 1973), mit Ausnahme der sicher sekundär abweichenden *L. strigata* weisen hier keinen Unterschied auf. Dagegen sind engere Beziehungen von *L. jayakari* zu den *Gallotia*-Arten, wie sie zuletzt noch von Lopez-Jurado et al. (1986) diskutiert wurden, auszuschließen. Nach den immunologischen Untersuchungen (Lutz et al. 1986) sind letztere schon seit langer Zeit vom größten Teil der übrigen Lacertiden isoliert. Auch im Karyotyp weichen sie mit 2n = 40 (Cano et al. 1984, Lopez-Jurado et al. 1986, Olmo et al. 1986) deutlich vom Rest der Familie ab.

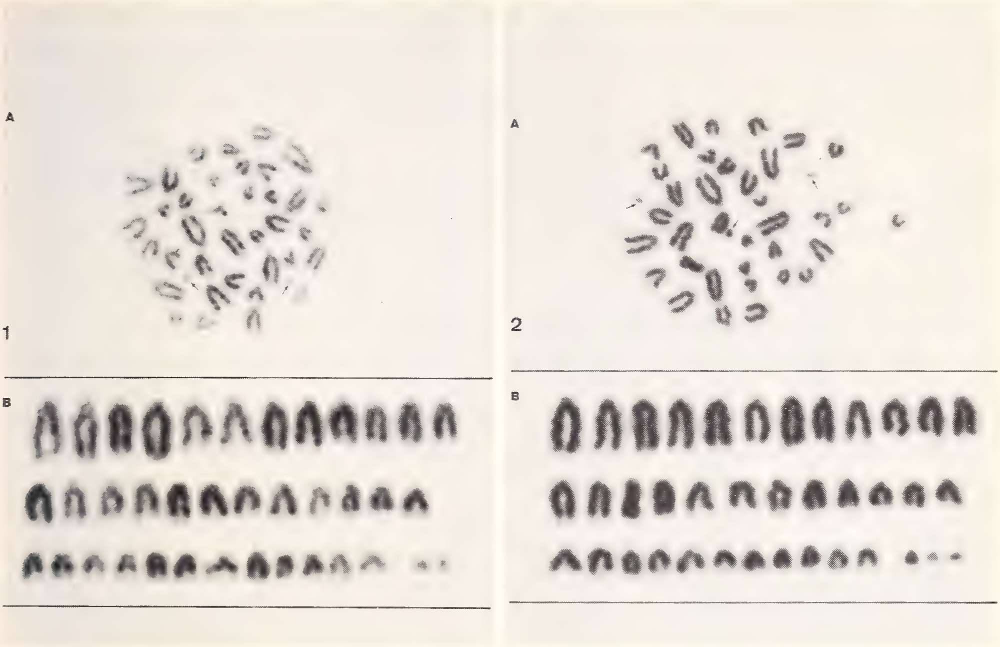


Abb. 1-2: Giemsa-gefärbte Chromosomen einer männlichen (1) und weiblichen (2) *jayakari*. A: Metaphaseplatte, B: Karyotyp.

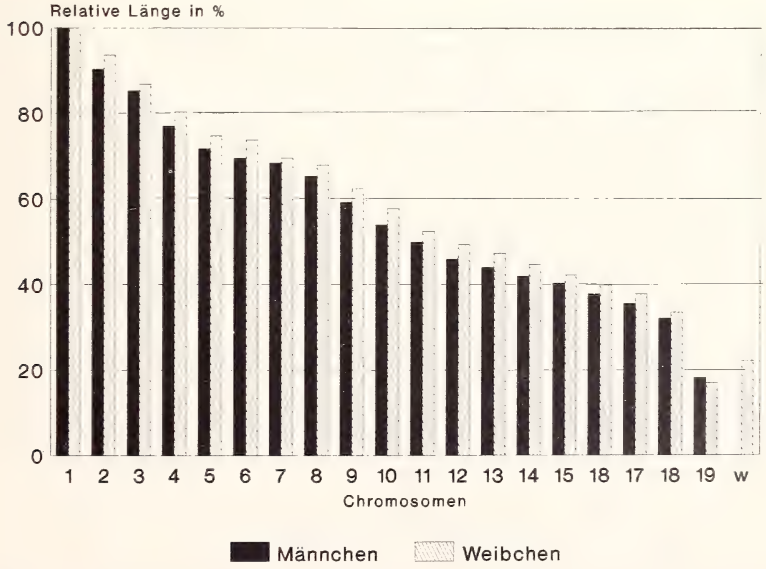
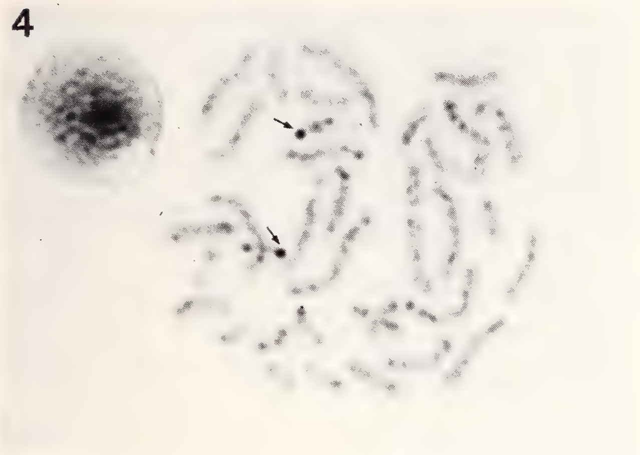


Abb. 3: Relative Chromosomenlängen (Chromosom 1 = 100 %) von *L. jayakari*.

Auch der vorliegende Mechanismus der Geschlechtsbestimmung mit weiblicher Heterogametie (ZW) weist *L. jayakari* eher als eine Vertreterin der phylogenetisch progressiveren Lacertiden aus; im Gegensatz dazu verfügt *Gallotia* über ein System, das mit seinen euchromatischen Z- und heterochromatischen W-Chromosomen als ursprünglich innerhalb der Lacertidae gilt (Olmo et al. 1984, Olmo et al. 1987, Lopez-Jurado et al. 1986). Ausgehend von dieser Form der Geschlechtsbestimmung, die auch für die Gattung *Takydromus*, für die Arnold (1984, 1989) eine frühe Abspaltung von den übrigen Lacertiden annimmt, beschrieben wurde (Olmo et al. 1984), führte die Evolution der Geschlechtschromosomen über eine fortschreitende Reduktion des W-Chromosoms bis hin zum mikrochromosalen Habitus (Olmo et al. 1987). Diese Autoren nennen *L. viridis* als Beispiel einer intermediären Entwicklungsstufe. Das könnte ein weiterer Hinweis auf die oben erwähnte frühzeitige Abspaltung von *Lacerta* s. str. vom gemeinsamen Lacertiden-Ast sein. Dagegen weisen *L. jayakari* wie auch *L. lepida* (Typ II sensu Olmo et al. 1987) und andere Lacertiden mikrochromosomale W-Chromosomen auf. In diesem Zusammenhang muß erwähnt werden, daß für einige *Lacerta*-Arten intraspezifische Variationen der Morphologie der Geschlechtschromosomen bekannt sind (Olmo et al. 1987); daher muß die aufgezeigte Situation nicht unbedingt für alle Freilandpopulationen der Omaneidechse charakteristisch sein. Weiterhin muß in Betracht gezogen werden, daß es sich bei der Differenzierung der Geschlechtschromosomen um Prozesse handelt, die durchaus voneinander unabhängig in verschiedenen Taxa abgelaufen sein können. (Olmo 1986).

Erwähnt sei zudem noch, daß innerhalb der untersuchten männlichen Metaphaseplatten eine einzelne ein weiteres Mikrochromosom enthielt, während bei den Weibchen nie mehr als drei zu beobachten waren. Olmo et al. (1986) nennen auch für *L. lepida* das Auftreten solcher B-Chromosomen im männlichen Diplotän der Meiose.

Bis auf wenige Ausnahmen (*L. pater, Pedioplanis*) ist für die Lacertiden eine einzelne Nucleolus Organisator Region (NOR) pro Chromosomensatz die Regel. Bei den bisher untersuchten Arten ließen sich verschiedene Typen, die durch die Lage der NOR auf unterschiedlichen Chromosomenpaaren charakterisiert sind, nachweisen. Dabei ist von besonderem Interesse, daß innerhalb von taxonomisch klar definierten Einheiten die NOR-Position konstant bleibt (z. B. *Podarcis, Gallotia*, aber auch *Lacerta* s. str.) (Olmo et al. 1990, Odierna et al. 1987). Da bei *L. jayakari* die NOR auf einem der kleineren Chromosomen liegt, erscheinen vom zytogenetischen Standpunkt bei Anwendung dieses Prinzips direkte verwandtschaftliche Beziehungen zu *Podarcis* (NOR auf mittelgroßen Makrochromosomen), zur *L. lepida*-Gruppe und zu *Lacerta* s. str. (NOR auf großen Makrochromosomen) eher unwahrscheinlich. In diesem Zusammenhang sei die Vermutung (Kupriyanova 1990) erwähnt, daß phylogenetisch ursprünglichere Formen sich durch einen Karyotyp auszeichnen, bei dem die NOR auf einem der kleinen Makro- oder den Mikrochromosomen lokalisiert ist. Als Beispiele führt Kupriyanova (1990) *Gallotia* und *Takydromus amurensis* an und folgert, daß daher auch die Gattung *Eremias* eine stammesgeschichtlich alte Gruppe repräsentiert. Innerhalb der Sammelgattung *Lacerta* ist eine entsprechende NOR-Position bisher für *L. monticola, L. vivipara* und *L. parva* (alle part II sensu Arnold 1973) beschrieben. Da sie sich aber durch andere diploide Karyotyen bzw. eine andere



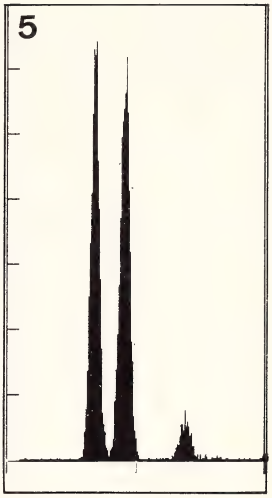


Abb. 4: NOR-tragende Chromosomen (Pfeile) in einer Metaphase von *L. jayakari* (♀).

Abb. 5: Durchflußzytophotometrische Messungen des DNA-Gehaltes von DAPI-gefärbten weiblichen *L. jayakari*-Blutzellen. Durch Vergleich mit dem bekannten Wert für Erytrozyten aus Hühnerblut (linker Peek) kann der entsprechende Wert für die Omaneidechse ermittelt werden.

Morphologie der Geschlechtschromosomen sowohl untereinander als auch in Relation zu *L. jayakari* unterscheiden, bilden diese Arten keineswegs eine einheitliche monophyletische Gruppe.

Der chromosomale Geschlechtsdimorphismus spiegelt sich in den gemessenen DNA-Mengen je Zelle wider. Der Unterschied zwischen den Geschlechtern beruht dabei aber sicherlich nicht auf einem wirklich absolut höheren DNA-Wert des weiblichen Karyotyps, sondern ist vermutlich methodisch bedingt auf stark DAPI positive Regionen im Genom zurückzuführen. Dies konnten Olmo et al. (1987) auch für das Heterochromatin des W-Chromosoms bei verschiedenen Eidechsen nachweisen. Vergleichbare DNA-Daten anderer hier interessierender Lacertiden finden sich in der Literatur nur spärlich: Olmo (1981) nennt für *Gallotia galloti* 4.66 pg/Nucleus, bzw. für *L. viridis* 5.88 pg/Nucleus. Hingegen geben Grosset & Odartchenko (1975) für die letztere Spezies 3.20 pg/Kern an.

Die hier aufgeführten Befunde sprechen aus karyologischer Sicht nicht für engere Beziehungen von *L. jayakari* zu den Kanareneidechsen. Genotypisch und im Mechanismus der Geschlechtsbestimmung liegen Verhältnisse vor, wie sie von der Mehrzahl der übrigen Lacertiden bekannt sind. Die karyologischen Ergebnisse widersprechen also nicht den Aussagen von Lutz et al. (1986), die der Art ausdrücklich engere Beziehungen zu den phylogenetisch „modernen" Lacertiden zusprechen.

Zusammenfassung

Lacerta jayakari hat einen diploiden Karyotyp von 2n = 38. Die Männchen haben 36 akrozentrische Makro- und 2 Mikrochromosomen, die Weibchen 35 Makro- und 3 Mikrochromoso-

men. Die NOR liegt auf einem der kleineren Makrochromosomenpaare (wahrscheinlich Paar 15). Der DNA-Gehalt je Zelle beträgt 3.03 pg bei den Weibchen und 2.88 pg beim Männchen. Die Ergebnisse zeigen, daß *L. jayakari* keine nähere Beziehung zu den Kanareneidechsen der Gattung *Gallotia* besitzt, sondern enger mit dem Großteil der modernen Lacertiden verwandt ist.

Literatur

Arnold, E. N. (1972): Lizards with northern affinities from the mountains of Oman. — Zool. Meded. 47: 111—128.

Arnold, E. N. (1973): Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta, Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). — Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.) 25: 291—366.

Arnold, E. N. (1984): Variation in the cloacal and hemipenial muscles of lizards and its bearing of their relationship. — In: Ferguson, M. W. J. (ed.): The structure, development and evolution of reptiles. — Symp. zool. Soc. Lond. 52: 47—85.

Arnold, E. N. (1989): Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: Relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. — Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.) 55: 209—257.

Arnold, E. N. & M. D. Gallagher (1977): Reptiles and amphibians from the mountains of northern Oman. — Sci. Res. Oman Flora and Fauna Survey 1975: 59—80.

Baloutch, M. (1976): Une nouvelle espèce de *Lacerta* (Lacertilia, Lacertidae) du sud-est de l'Iran. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, 3e sér., n° 417, Zool. 294: 1379-1384.

Bischoff, W. (1981): Freiland- und Terrarienbeobachtungen an der Omaneidechse *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887 (Reptilia: Sauria: Lacertidae). — Z. Kölner Zoo 24: 135—143.

Bischoff, W. (1987): *Lacerta (Omanosaura) jayakari* Boulenger. — Amph.-/Rept.-Kartei, Beilage in: Sauria (Berlin) 9 (1): 65—70.

Bischoff, W. & J. F. Schmidtler (1981): Bemerkungen zur Herpetofauna der Vereinigten Arabischen Emirate, insbesondere zur Omaneidechse (*Lacerta jayakari*). — Herpetofauna, Weinstadt 11: 12—16.

Böhme, W. & W. Bischoff (1976): Das Paarungsverhalten der kanarischen Eidechsen (Sauria, Lacertidae) als systematisches Merkmal. — Salamandra 12: 109—119.

Boulenger, G. A. (1887): Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History), ed. 2, vol. 3. — London.

Boulenger, G. A. (1920): Monograph of the Lacertidae, vol. 1. — London.

Cano, J., M. Báez, L. F. López-Jurado & G. Ortega (1984): Karyotype and chromosome structure in the lizard *Gallotia galloti* in the Canary Islands. — J. Herpetol. 18: 344—346.

Capula, M., G. Nascetti & E. Capanna (1982): Chromosome uniformity in Lacertidae: New data on four Italian species. — Amphibia-Reptilia 3: 207—212.

De Smet, W. H. O. (1981): Description of the Orcein stained karyotypes of 36 lizard species (Lacertilia, Reptilia) belonging to the families Teidae, Scincidae, Lacertidae, Cordylidae and Varanidae (Autarchoglossa). — Acta Zool. Pathol. Antverp. 76: 73—118.

Engelmann, W.-E. (1982): Der Einsatz serologisch-immunologischer Methoden in der Lacerten-Taxonomie. — Acta Vert. Hung. 21: 111—115.

Fritz, J.-P. & B. Fritz (im Druck): Chromosomes and DNA content of the Yemen Monitor, *Varanus yemenensis*, with some comments on related species. — Mertensiella 2.

Gorman, G. C. (1969): New chromosome data for 12 species of lacertid lizards. — J. Herpetol. 3: 49—54.

Gorman, G. C. (1973): The chromosomes of the Reptilia, a cytotaxonomic interpretation. — In: Chiarelli, A. B. & E. Capanna (eds.) Cytotaxonomy and vertebrate evolution. — Acad. Press, London & New York, 783 pp.

Grosset, L. & N. Odartchenko (1975): Relationship between cell cycle duration, S-period and nuclear DNA content in erythroblasts of four vertebrate species. — Cell Tissue Kinet. 8: 81—90.

Howell, W. M. & D. A. Black (1980): Controlled silver-staining of nucleolar organizer regions with protective colloidal developer: A 1-step method. — Experientia 36: 1014.

Kupriyanova, L. A. (1986): Possible pathways of karyotype evolution in lizards. — Tr. Zool. Inst. Akad. Nauk. SSSR 157: 86—100 (Russisch).

Kupriyanova, L. A. (1990): Cytogenetic studies in lacertid lizards. — In: Olmo, E. (ed.): Cytogenetics of amphibians and reptiles. — Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin, S. 241—245.

López-Jurado, L. F., J. Cano & M. Báez (1986): Estudios sobre la herpetofauna canaria I. El cariotipo de *Gallotia simonyi stehlini* y de *G. atlantica* ssp. en poblaciones de la Isla de Gran Canaria. — Amphibia-Reptilia 7: 259—270.

Lutz, D., W. Bischoff & W. Mayer (1986): Chemosystematische Untersuchungen zur Stellung von *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887 sowie der Gattungen *Gallotia* Boulenger und *Psammodromus* Fitzinger (Sauria; Lacertidae). — Z. Zool. Syst. EvolForsch. 24: 144—157.

Matthey, R. (1949): Les chromosomes des vertébrés. — Librairie de l'Universite, F. Rouge, Lausanne.

Olmo, E. (1981): Evolution of genome size and DNA base composition in reptiles. — Genetica 57: 39—50.

Olmo, E. (1986): Animal cytogenetics. Vol. 4: Chordata 3 A. Reptilia. — Berlin & Stuttgart (Gebr. Borntraeger).

Olmo, E., O. Cobror, A. Morecalchi & G. Odierna (1984): Homomorphic sex chromosomes in the lacertid lizard *Takydromus sexlineatus*. — Heredity 53: 457—459.

Olmo, E., G. Odierna & T. Capriglione (1987): Evolution of sexchromosomes in lacertid lizards. — Chromosoma 96: 33—38.

Olmo, E., G. Odierna, T. Capriglione & A. Cardone (1990): DNA and chromosome evolution in lacertid lizards. — In: Olmo, E. (ed.): Cytogenetics of Amphibians and Reptiles. — Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin, S. 181—204.

Olmo, E., G. Odierna & O. Cobror (1986): C-band variability and phylogeny of Lacertidae. — Genetica 71: 63—74.

Orlowa, W. F. & N. F. Orlow (1969): Chromosome complements and some questions of systematics of lizards of genus *Lacerta*. — Russk. Zool. Zhurn. 48: 1056—1060.

Rykena, S. & H. K. Nettmann (1986): The karyotype of *Lacerta princeps kurdistancia* and its meaning in phylogeny. — In: Rocek, Z. (Ed.), Studies in Herpetology, Prague: 193—196.

Ulrich, W., B. Fritz & J. P. Fritz (1988): Durchflußzytophotometrische DNA-Bestimmungen bei ausgewählten Amphibien- und Reptilien-Arten. — Bonn. zool. Beitr. 39 (1): 49—58.

B. & J.-P. Fritz, Walbrunnenstraße 6, W-7000 Stuttgart 70. — W. Bischoff, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, W-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 1	S. 75—91	Bonn, März 1991

Der Schädel mitteleuropäischer Coregonen (Pisces: Salmonidae, *Coregonus*)

Axel Schmoll

Abstract. In this study, populations of coregonids from Germany are described with due regard for their skull osteology. Illustrations of the skulls of representative populations are given. The comparison of the number of gillrakers on the first right branchial arch and the length and proportions of some bones of the skull indicate that three groups of coregonids can be distinguished. They are regarded as forms of *Coregonus* cf. *lavaretus*, *C.* cf. *oxyrhynchus* and *C. albula*. The most reliable morphological characters are: number of gillrakers, eye-diameter, position of the mouth and the shape and size of the supraethmoid, maxillary, supramaxillary, premaxillary and dentary. Some populations have morphologically changed (number of gillrakers) in this century.

Key words. Pisces, Salmonidae, *Coregonus*, skull morphology, Germany.

Einleitung

Die Coregonen sind vermutlich eine Untergruppe der Salmoniden und besitzen wie jene eine gut entwickelte Fettflosse. Entsprechend ihrer Lebensweise (Plankton- und Kleintierfresser) ist der relativ kleine Mund zahnlos oder nur mit sehr schwachen Zähnchen besetzt. Die meist in Schwärmen umherziehenden Coregonen laichen meist während der kälteren Monate des Jahres. Im wesentlichen sind die Coregonen Süßwasserfische, es kommen allerdings auch in den nördlichen Meeren anadrome Populationen vor, die zur Laichzeit in die Flüsse aufsteigen (z. B. Ostseeschnäpel).

Die Coregonen sind eine modifizierbare und phänotypisch sehr plastische Gruppe. Daher ist die Systematik dieser Fische sehr umstritten. Im allgemeinen werden die Gattungen *Stenodus*, *Prosopium* und *Coregonus* definiert.

Tabelle 1 faßt die wichtigsten taxonomischen Betrachtungen der nord- und mitteleuropäischen Coregonen zusammen. Diese systematischen Arbeiten beziehen sich im wesentlichen auf die Anzahl der Reusendornen auf dem ersten Kiemenbogen. Neben der Unterscheidung von Arten (Järvi, Svärdson, Dottrens, Himberg) findet man in der Literatur auch die Einteilung in „Artengruppen" (Thienemann) und „Ökotypen" (Steinmann). Die verschiedenen Betrachtungsweisen rühren vermutlich daher, daß die Autoren Populationen unterschiedlicher Regionen untersucht haben, die nur sehr bedingt miteinander zu vergleichen sind.

Folgende Fragestellungen waren Anlaß zu dieser Untersuchung:

1. Inwieweit lassen sich die heute in Deutschland existierenden Coregonenpopulationen morphologisch voneinander unterscheiden?
2. Haben sich die Populationen im Vergleich zu früher verändert (Vergleich zu älterer Literatur)?
3. An Hand welcher morphologischer Merkmale (oder Kombination von Merkmalen) gelingt eine eventuelle Differenzierung von einzelnen Populationen oder Gruppen am besten?

Tabelle 1: Vergleich der wichtigsten taxonomischen Arbeiten über die nord- und mitteleuropäischen Coregonen der *lavaretus*-Gruppe. X = Bereich der mittleren Anzahl der Kiemenreusendornen.

Thienemann 1921	Järvi 1943	Steinmann 1950, 1951	Svärdson 1957	Dottrens 1959	Himberg 1984
„Fera-holsatus" X 19–25	*C. pidschian* X 19–25	*„profundis"* X 19–20	*C. pidschian* X 19–20	*C. acronius* X 20–22	*C. pidschian-* Typ X 18–20
		„litoralis" X 22–29	*C. nasus* X 23–24	*C. fera* X 24–25	
„Lavaretus" X 29–32	*C. lavaretus* X 29–32	*„primigenius"* X 24–34	*C. lavaretus* X 33–34	*C. lavaretus* X 29–30	*C. lavaretus-* Typ X 30–35
„Generosus-Wartmanni" X 35–54	*C. lavaretus* *F. järvi* X 33–38	*„pelagicus"* X 31–36	*C. oxyrhynchus* X 38–41	*C. wartmanni* X 35–36	
		„nanus" X 28–40		*C. macrophthalmus* X 40	
	C. muksun X 42–56		*C. peled* X 45–50		*C. muksun-* Typ X 40–56

Material und Methoden

Um den Schädelbau der mitteleuropäischen Coregonen zu untersuchen, wurden aus verschiedenen Gewässern Deutschlands Köpfe der dort lebenden Coregonen einer osteologischen Analyse unterzogen. Tabelle 2 gibt einen Überblick über Herkunft, Trivialnamen, Anzahl, Kopfgröße (gemessen von der Schnauzenspitze bis zum Hinterrand des Operculums) und Fangdatum der im Rahmen dieser Studie untersuchten Coregonenpopulationen. Sie werden im folgenden auch als Populationen 1–6 bezeichnet.

Neben der Ermittlung der Anzahl der Reusendornen auf dem ersten rechten Kiemenbogen wurden die einzelnen Knochenelemente des Schädels mit Hilfe einer Schieblehre vermessen.

In den einzelnen Stichproben (Populationen) wurden Mittelwert (m), Variationsbreite (Vb) und Standardabweichung (s) der Meßstrecken und relativen Werte (z. B. Längen-Breiten-Verhältnisse, relative Länge eines Knochens bezüglich der Länge des Neurocraniums) ermittelt.

An Hand des Überlappungsgrades der Variationsbreiten läßt sich leicht erkennen, ob sich einzelne Populationen bezüglich eines Merkmals von anderen deutlich abgrenzen lassen. Die Mittelwerte wurden mit Hilfe des t-Testes miteinander verglichen. Die Irrtumswahrscheinlichkeit (p) wurde in dieser Studie mit 0,001 festgelegt. Der paarweise Vergleich der Mittelwerte (bei 7 zu untersuchenden Stichproben ergeben sich 21 Vergleichsmöglichkeiten) wurde mittels eines Computerprogramms durchgeführt. Da es sehr wahrscheinlich ist, daß sich beim paarweisen Vergleich mindestens ein signifikantes Ergebnis einstellt, wurde besonders darauf geachtet, ob sich eine Population bezüglich des Mittelwertes eines Merkmals von fast allen oder allen anderen Populationen signifikant unterscheidet.

Ergebnisse

Kiemenreusendornen: Die ermittelten Anzahlen der Reusendornen auf dem ersten rechten Kiemenbogen zeigen die für die Coregonen typischen großen Variationsbreiten. Die Mittelwerte der Populationen 1 (Laacher See) (m = 33,75; Vb = 32–41), Tabelle 2: Untersuchungsmaterial.

Population	Trivialname	Anzahl	Kopfgröße cm	Fangdatum
Population 1 Laacher See (Rheinland-Pfalz)	Silberfelchen	22	5–6,8 (∅ 5,95)	Mai–August '89
Population 2 Bodensee (Baden-Württemberg)	Blaufelchen o. Gangfisch	17	5,1–6,35 (∅ 5,57)	August '89
Population 3 Starnberger See (Bayern)	Gangfisch	14	3,7–4,8 (∅ 4,31)	Oktober '89
Population 4 Chiemsee (Bayern)	Blaufelchen Gangfisch	10 10	5,55–6,8 (∅ 6,12) 5,4–6,2 (∅ 5,73)	Dezember '89 Dezember '89
Population 5 Wittensee (Schleswig-Holstein)	Kleine Maräne	14	3,22–3,95 (∅ 3,5)	Oktober '89
Population 6 Treene (Schleswig-Holstein)	Schnäpel	13	6,75–7,9 (∅ 7,41)	Januar '90

2 (Bodensee) (m = 37,41; Vb = 35–43), 3 (Starnberger See) (m = 38; Vb = 34–42) und 4 (Chiemsee) (m = 35,1; Vb = 32–37 für Blaufelchen, m = 33,7; Vb = 32–36 für Gangfisch) liegen ziemlich eng beieinander und ermöglichen somit keine deutliche Unterscheidung dieser Populationen. Population 6 (Treene) ist nach meinen Untersuchungen die Coregonenform mit den am wenigsten zahlreichen Reusendornen (m = 31,62; Vb = 29–34), während Population 5 (Kleine Maräne des Wittensees) die höchste Anzahl (m = 43,21; Vb = 40–47) aufweist.

Schädelbau: Das Neuocranium unterscheidet sich bei den in dieser Studie untersuchten Coregonenpopulationen nur sehr geringfügig. Bei Population 5 läuft das rostrale Ende des Ethmoidalknorpels etwas spitzer zu als bei den anderen Populationen, und der caudale spitze Ausläufer des Pteroticums ist gar nicht oder weniger stark ausgebildet. Das Neurocranium der übrigen Populationen läßt kaum Unterschiede erkennen. Lediglich bei Population 6 ist der caudale spitze Ausläufer des Pteroticums oft, aber nicht immer, länger und das posteriore Ende des Epioticums etwas deutlicher ausgeprägt. Die Abbildungen 1–3 zeigen die Dorsal- und Ventralansicht des Neurocraniums der Populationen 1, 6 und 5.

Die große Anzahl der Hautknochen kann man in drei Kategorien zusammenfassen: 1. Knochen, die das Neurocranium dorsal bedecken (Supraethmoid, Nasale, Frontale, Parietale, Extrascapulare); 2. laterale Hautknochen (Prämaxillare, Maxillare, Supramaxillare, Circumorbitalia, Dentale, Angulare, Retroarticulare, Coronoid, Präoperculum, Opercularia) und 3. ventrale Hautknochen (Vomer, Parasphenoid). Die Abbildungen 4–6 zeigen die Hautknochen der Populationen 1, 6 und 5.

Beim Vergleich der Meßstrecken und relativen Werte (z. B. relative Länge des Knochens bezüglich der Länge des Neurocraniums) der skelettalen Elemente erwiesen sich neben der Kopfform, des relativen Augendurchmessers und der Anzahl der Kiemenreusendornen folgende Knochen als zur Unterscheidung einzelner Populationen oder Gruppen geeignet: Maxillare, Prämaxillare, Supramaxillare, Dentale und Supraethmoid.

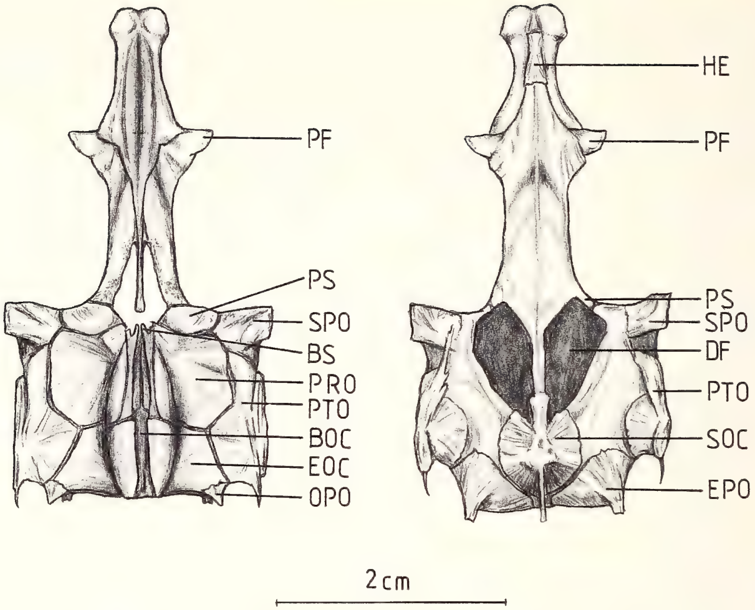

PF
PS
SPO
BS
PRO
PTO
BOC
EOC
OPO
HE
PF
PS
SPO
DF
PTO
SOC
EPO
2cm

Abb. 1: Neurocranium des Laacher-See-Felchens. Links: Ventralansicht, rechts: Dorsalansicht. Abkürzungen: BOC, Basioccipitale; BS, Basisphenoid; DF, Dorsale Fontanelle; EOC, Exoccipitale; EPO, Epioticum; HE, Hypethmoid; OPO, Opisthoticum; PF, Präfrontale; PRO, Prooticum; PS, Pterosphenoid; PTO, Pteroticum; SOC, Supraoccipitale; SPO, Sphenoticum.

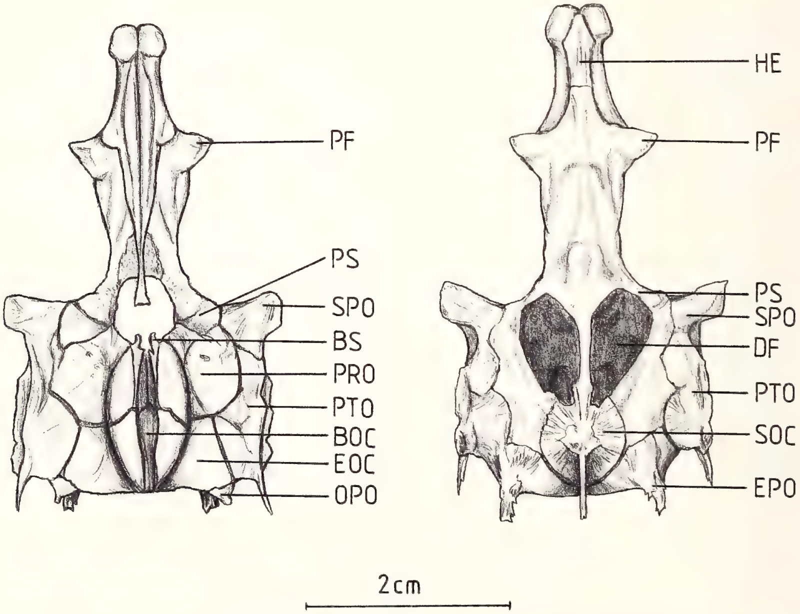

PF
PS
SPO
BS
PRO
PTO
BOC
EOC
OPO
HE
PF
PS
SPO
DF
PTO
SOC
EPO
2cm

Abb. 2: Neurocranium des Schnäpels der Treene. Links: Ventralansicht, rechts: Dorsalansicht. Abkürzungen: s. Abb. 1.

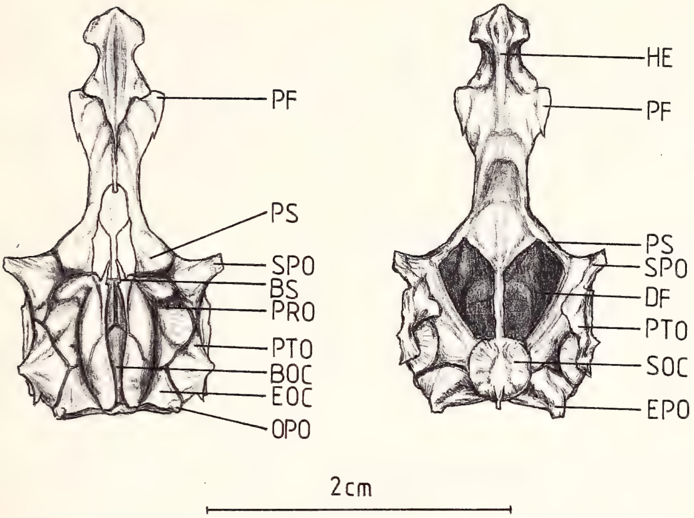

PF
PS
SPO
BS
PRO
PTO
BOC
EOC
OPO
HE
PF
PS
SPO
DF
PTO
SOC
EPO
2cm

Abb. 3: Neurocranium der Kleinen Maräne des Wittensees. Links: Ventralansicht, rechts: Dorsalansicht. Abkürzungen: s. Abb. 1.

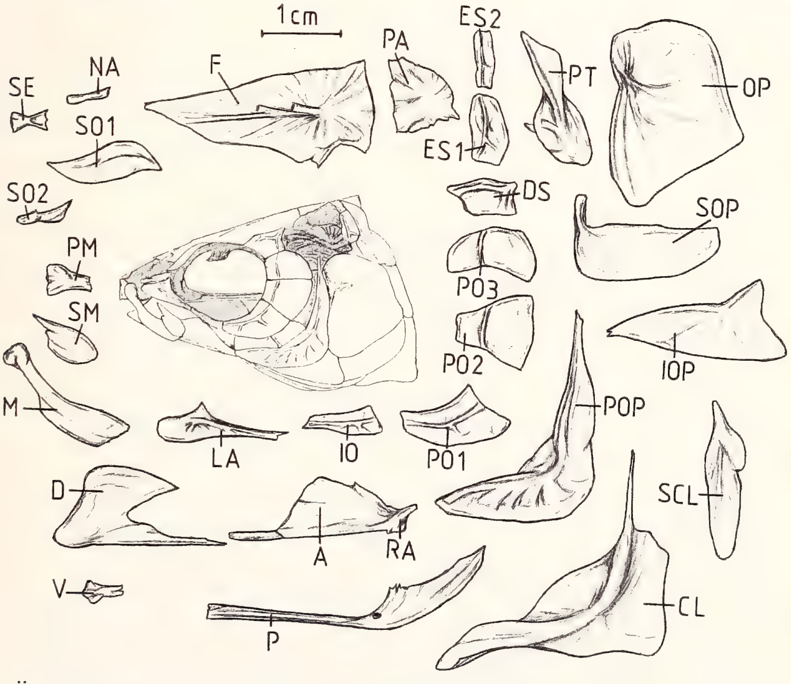

1cm
SE
NA
F
PA
ES2
PT
OP
SO1
ES1
DS
SO2
SOP
PM
PO3
SM
PO2
IOP
M
POP
LA
IO
PO1
D
SCL
A
RA
V
CL
P

Abb. 4: Übersicht der Hautknochen des Laacher-See-Felchens. Abkürzungen: A, Angulare; CL, Cleithrum; D, Dentale; DS, Dermosphenoticum; ES, Extrascapulare; F, Frontale; IO, Infraorbitale; IOP, Interoperculum; LA, Lacrimale; M, Maxillare; NA, Nasale; OP, Operculum; P, Parasphenoid; PA, Parietale; PM, Prämaxillare; PO, Postorbitale; POP, Präoperculum; PT, Posttemporale; RA, Retroarticulare; SCL, Supracleithrum; SE, Supraethmoid; SM, Supramaxillare; SO, Supraorbitale; SOP, Suboperculum; V, Vomer.

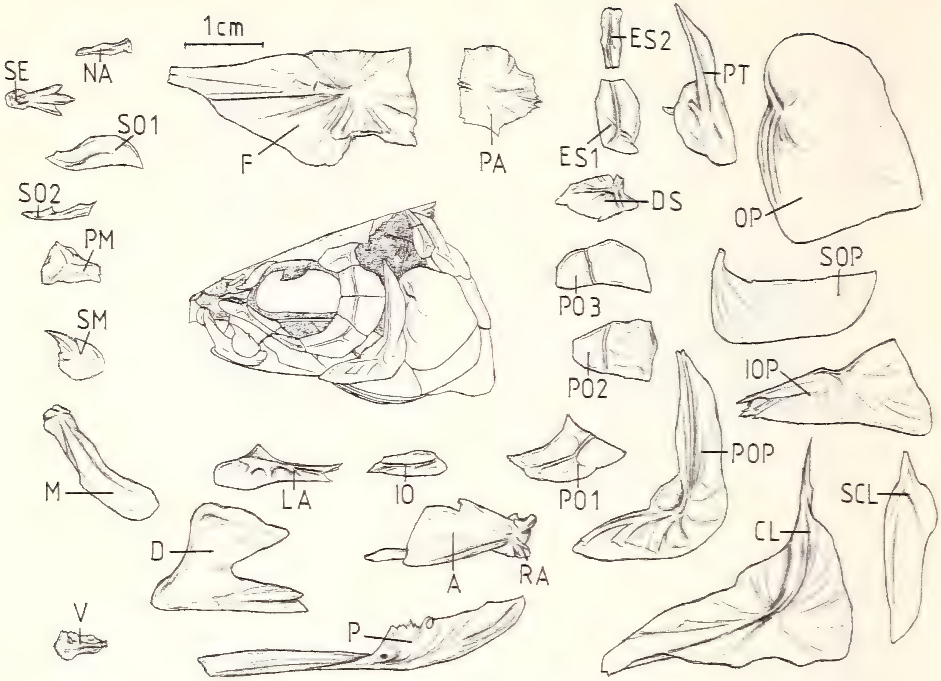

1cm
SE
NA
SO1
F
PA
ES2
PT
ES1
SO2
DS
OP
PM
SOP
PO3
SM
PO2
IOP
POP
M
LA
IO
PO1
SCL
CL
D
A
RA
V
P

Abb. 5: Übersicht der Hautknochen des Schnäpels der Treene. Abkürzungen: s. Abb. 4.

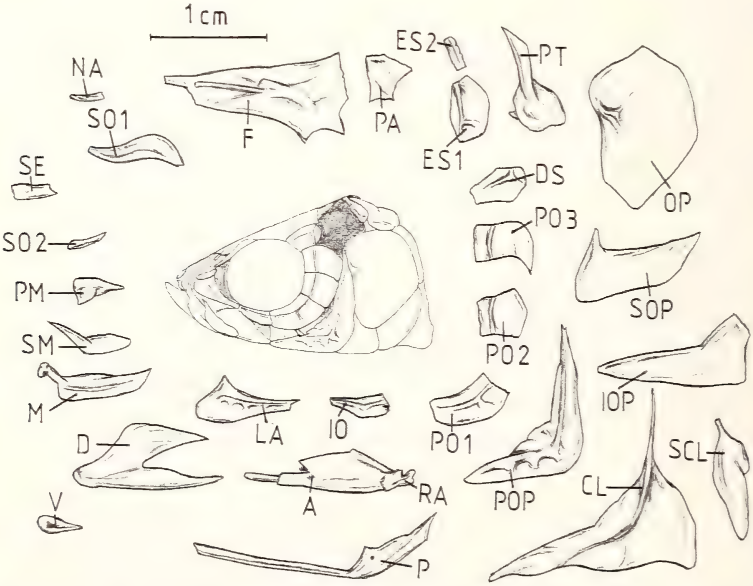

1cm
ES2
PT
NA
SO1
F
PA
ES1
SE
DS
OP
PO3
SO2
PM
SOP
SM
PO2
M
IOP
LA
IO
PO1
D
SCL
POP
CL
RA
A
V
P

Abb. 6: Übersicht der Hautknochen der Kleinen Maräne des Wittensees. Abkürzungen: s. Abb. 4.

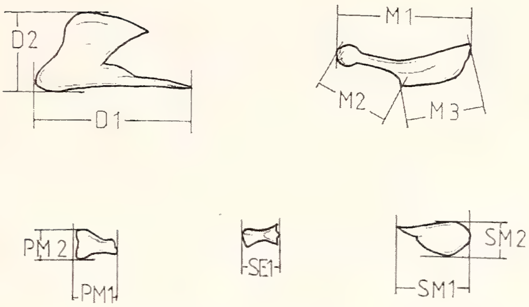


Abb. 7: Verwendete Meßstrecken an den Hautknochen. Abkürzungen: D, Dentale; M, Maxillare; PM, Prämaxillare; SE, Supraethmoid; SM, Supramaxillare.

In der Abbildung 7 sind die verwendeten Meßstrecken an diesen Knochen dargestellt. Die Tabellen 3—7 enthalten die Meßstrecken und relativen Werte bei den untersuchten Coregonenpopulationen (NLg = Länge des Neurocraniums).

Maxillare (M) (Abb. 8): Das M der Coregonen ist ein charakteristisch geformter Deckknochen, der in seiner Gestalt etwas an eine Schlittenkufe erinnert. Im Gegensatz zu vielen anderen Salmoniden ist das M der Coregonen zahnlos. Die Form des M variiert bei verschiedenen Coregonengruppen außerordentlich stark (Gasowska 1960). Bei der Beschreibung des M kann man einen proximalen und distalen Anteil unterscheiden. Während der proximale Anteil mehr stielartig geformt ist und an der Artikulationsstelle mit dem Prämaxillare eine deutliche Verdickung aufweist, stellt der distale Anteil eine flache, längliche Knochenplatte dar. Besonders das Längenverhältnis des proximalen und distalen Anteils verwendete Gasowska (1960) bei der Zuordnung der Coregonenarten bzw. -formen zu vier verschiedenen Gruppen, die er als *leucichthys-*, *lavaretus-*, *paralaveretus-* und *albula*-Gruppe bezeichnet. Da der proximale und distale Anteil des M ineinander übergehen, ist eine genaue Angabe des Längenverhältnisses dieser Anteile nur sehr schwer möglich. Leider geht aus der Arbeit Gasowskas (1960) die Festlegung der Grenzen der beiden Anteile nicht hervor. In meiner Studie betrachte ich den Knick der Unterkante des Knochens als Grenze zwischen distalem und proximalem Anteil (siehe Abb. 7), wobei dieser Punkt allerdings nicht exakt zu definieren ist. Das M der Population 5 besteht aus einem relativ kleinen proximalen Anteil, der stielartig ist und in einer deutlichen Verdickung endet, und einem flächigen, in die Länge gezogenen Teil, dessen Unterkante einen bogenförmigen Verlauf aufweist und keinerlei Einfurchungen besitzt. Eine leichte knöcherne Verstärkung erstreckt sich etwa entlang der Mittellinie des flächigen Anteils. Die M der übrigen untersuchten Coregonenpopulationen weisen etwa die gleiche Gestalt auf: Der proximale Anteil ist dicker und länger, der distale Anteil ist flächig, oval bis rechteckig und weist im hinteren Bereich mehrere leichte Einkerbungen auf.

Prämaxillare (PM) (Abb. 9): Die PM sind relativ kleine, schmale Deckknochen, die am Rostralende des Schädels vor den knorpeligen Hörnern der Ethmoidalregion des Neurocraniums liegen und das Vorderende des Kiefers bilden. Jedes PM besteht aus einem medianen, relativ breiten, die Frontalebene des Oberkiefers bildenden Teil

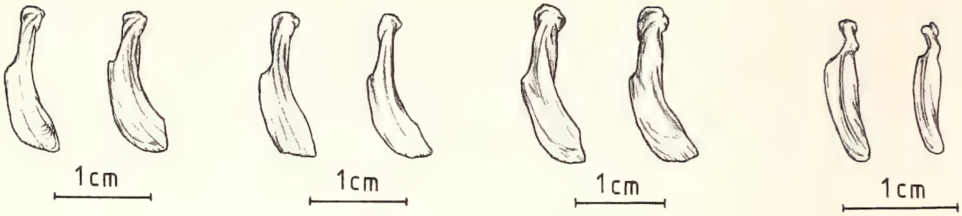


Abb. 8: Maxillare verschiedener Coregonenpopulationen. V. l. n. r.: Laacher-See-Felchen, Chiemsee-Blaufelchen, Schnäpel der Treene, Kleine Maräne des Wittensees.

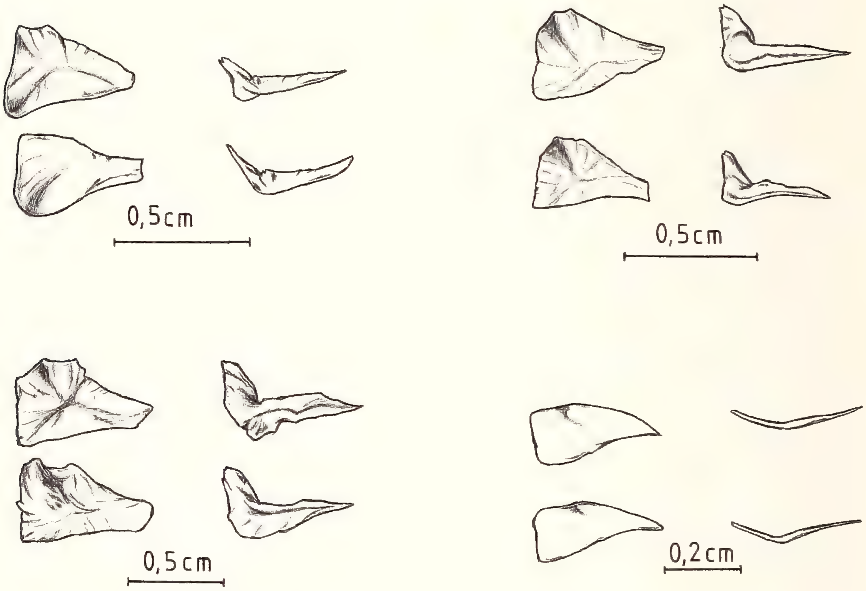


Abb. 9: Prämaxillare verschiedener Coregonenpopulationen (jeweils links: Lateralansicht, rechts: Dorsalansicht). — Links oben: Laacher-See-Felchen, rechts oben: Chiemsee-Blaufelchen, links unten: Schnäpel der Treene, rechts unten: Kleine Maräne des Wittensees.

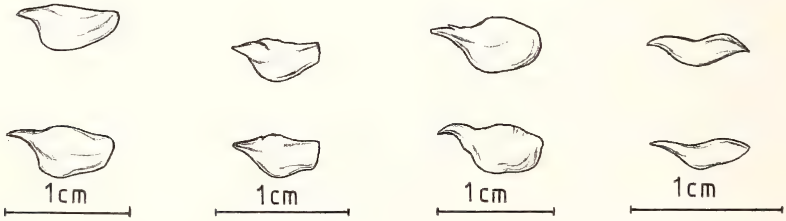


Abb. 10: Supramaxillare verschiedener Coregonenpopulationen. V. l. n. r.: Obersee-Felchen, Chiemsee-Blaufelchen, Schnäpel der Treene, Kleine Maräne des Wittensees.

und einem lateralen Teil, der sich nach caudal verschmälert. Die horizontal verlaufende Unterkante trägt im Gegensatz zu vielen anderen Salmoniden (z. B. Forelle, Äsche) keine Zähne. Die Form des PM der Populationen 1—4 zeigt keine Unter-

Tabelle 3: Maße des Maxillare der Coregonenpopulationen.

	M1	M2	M3	M3/M2	M1/NLg x 100	n
Laacher-See-Felchen	Vb = 1,34-1,74 m = 1,50 s = 0,118	Vb = 0,59-1,21 m = 0,69 s = 0,076	Vb = 0,92-1,21 m = 1,03 s = 0,076	Vb = 1,28-1,84 m = 1,50 s = 0,136	Vb = 32-39 m = 35,57 s = 1,879	22
Obersee-Felchen	Vb = 1,23-1,56 m = 1,40 s = 0,084	Vb = 0,50-0,69 m = 0,57 s = 0,058	Vb = 0,83-1,15 m = 0,98 s = 0,080	Vb = 1,37-2,30 m = 1,74 s = 0,228	Vb = 31-36 m = 34,12 s = 1,364	17
Starnberger-See-Renken	Vb = 0,91-1,24 m = 1,08 s = 0,084	Vb = 0,39-0,55 m = 0,47 s = 0,052	Vb = 0,63-0,86 m = 0,76 s = 0,058	Vb = 1,49-1,90 m = 1,64 s = 0,119	Vb = 31-35 m = 33,36 s = 1,277	14
Chiemsee-Blaufelchen	Vb = 1,39-1,58 m = 1,49 s = 0,072	Vb = 0,55-0,79 m = 0,66 s = 0,062	Vb = 0,90-1,08 m = 1,00 s = 0,060	Vb = 1,30-1,72 m = 1,54 s = 0,138	Vb = 30-34 m = 32,50 s = 1,080	10
Chiemsee-Gangfisch	Vb = 1,30-1,49 m = 1,42 s = 0,061	Vb = 0,57-0,68 m = 0,63 s = 0,033	Vb = 0,90-1,07 m = 0,98 s = 0,057	Vb = 1,35-1,75 m = 1,56 s = 0,137	Vb = 28-34 m = 32,50 s = 2,014	10
Schnäpel der Treene	Vb = 1,45-1,95 m = 1,84 s = 0,173	Vb = 0,78-1,07 m = 0,92 s = 0,082	Vb = 1,03-1,34 m = 1,21 s = 0,089	Vb = 1,08-1,72 m = 1,33 s = 0,168	Vb = 27-37 m = 34,54 s = 2,787	13
Kleine Maräne des Wittensees	Vb = 1,03-1,22 m = 1,11 s = 0,059	Vb = 0,30-0,44 m = 0,36 s = 0,036	Vb = 0,80-1,01 m = 0,89 s = 0,053	Vb = 2,10-2,93 m = 2,49 s = 0,288	Vb = 42-50 m = 46,43 s = 2,102	14

Tabelle 4: Maße des Prämaxillare der Coregonenpopulationen.

	PM1	PM2	PM1/PM2	PM1/NLg x 100	n
Laacher-See-Felchen	Vb = 0,44-0,61 m = 0,52 s = 0,047	Vb = 0,30-0,40 m = 0,34 s = 0,028	Vb = 1,30-1,91 m = 1,57 s = 0,173	Vb = 10-14 m = 12,32 s = 1,945	22
Obersee-Felchen	Vb = 0,40-0,53 m = 0,45 s = 0,039	Vb = 0,23-0,33 m = 0,29 s = 0,029	Vb = 1,36-1,96 m = 1,60 s = 0,170	Vb = 9-13 m = 11,35 s = 1,057	17
Starnberger-See-Renken	Vb = 0,31-0,42 m = 0,37 s = 0,030	Vb = 0,19-0,29 m = 0,22 s = 0,028	Vb = 1,38-1,82 m = 1,65 s = 0,142	Vb = 10-12 m = 11,29 s = 0,611	14
Chiemsee-Blaufelchen	Vb = 0,44-0,59 m = 0,53 s = 0,045	Vb = 0,30-0,39 m = 0,35 s = 0,032	Vb = 1,43-1,58 m = 1,52 s = 0,080	Vb = 11-12 m = 11,30 s = 0,483	10
Chiemsee-Gangfisch	Vb = 0,49-0,57 m = 0,52 s = 0,028	Vb = 0,28-0,37 m = 0,31 s = 0,028	Vb = 1,51-1,82 m = 1,68 s = 0,107	Vb = 11-13 m = 12,10 s = 0,568	10
Schnäpel der Treene	Vb = 0,63-0,82 m = 0,72 s = 0,049	Vb = 0,42-0,51 m = 0,48 s = 0,032	Vb = 1,36-1,58 m = 1,49 s = 0,065	Vb = 12-14 m = 13,46 s = 0,660	13
Kleine Maräne des Wittensees	Vb = 0,30-0,38 m = 0,34 s = 0,018	Vb = 0,12-0,15 m = 0,14 s = 0,001	Vb = 2,20-2,77 m = 2,46 s = 0,197	Vb = 12-16 m = 14,00 s = 1,109	15

schiede, während der Knochen bei Population 6 stärker strukturierte Ränder aufweist, ansonsten aber eine ähnliche Gestalt besitzt. Population 5 besitzt ein wesentlich dünneres und schmäleres PM, wobei die äußeren Ränder glatter sind und kaum Unregelmäßigkeiten aufweisen. Der laterale Teil des PM läuft mehr oder weniger spitz zu.

Supramaxillare (SM) (Abb. 10): Die SM sind dünne Deckknochen, die dem posterioren Teil der Maxillaria aufliegen. Anterior läuft das SM spitz zu. Der hintere Teil ist flächig. Die Form des Knochens ist nach Gasowska (1960) ebenso wie das Maxillare ein wichtiges Kriterium, um verschiedene Coregonenformen voneinander zu unterscheiden. Besonders das Längen-Breiten-Verhältnis spielt dabei eine wichtige Rolle. Während das SM der Populationen 1, 2, 3, 4 und 6 keine auffallenden Unterschiede aufweist (Population 6 besitzt allerdings ein wenig breiteres SM), ist das SM der Population 5 relativ länger und schmäler.

Dentale (D) (Abb. 11): Die D sind ein Paar v-förmig gekrümmter Deckknochen, die den größten Anteil des Unterkiefers ausmachen. Die Form des D ist für die Coregonen sehr charakteristisch. Man kann formal deskriptiv zwei Anteile unterscheiden: einen langen, unteren Anteil, der horizontal verläuft und auf seiner Oberfläche den Mandibularkanal des Seitenliniensystems trägt, und einen flächigen, flügelartigen Teil, der dem unteren aufgesetzt ist und durch drei unterschiedlich geformte Ränder charakterisiert ist. Der Vorderrand ist schräg nach oben gerichtet und in seinem Verlauf konkav, der obere Rand ist ziemlich gerade oder leicht konvex oder konkav, und der Hinterrand ist tief eingeschnitten. Das D der Gattung *Coregonus* weist im adulten Zustand der Tiere keine Zähne auf. Nach Gasowska (1970) ist die Gesalt des D

Tabelle 5: Maße des Supramaxillare der Coregonenpopulationen.

	SM1	SM2	SM1/SM2	SM1/NLg x 100	n
Laacher-See-Felchen	Vb = 0,72-0,99 m = 0,79 s = 0,062	Vb = 0,30-0,37 m = 0,33 s = 0,016	Vb = 2,16-2,81 m = 2,41 s = 0,178	Vb = 17-20 m = 19,29 s = 1,554	21
Obersee-Felchen	Vb = 0,64-0,82 m = 0,73 s = 0,057	Vb = 0,28-0,36 m = 0,31 s = 0,020	Vb = 2,06-2,66 m = 2,38 s = 0,167	Vb = 16-20 m = 18,06 s = 1,289	16
Starnberger-See-Renken	Vb = 0,51-0,72 m = 0,59 s = 0,053	Vb = 0,23-0,32 m = 0,27 s = 0,026	Vb = 1,96-2,50 m = 2,23 s = 0,156	Vb = 17-20 m = 18,07 s = 0,917	14
Chiemsee-Blaufelchen	Vb = 0,63-0,84 m = 0,75 s = 0,063	Vb = 0,25-0,38 m = 0,33 s = 0,038	Vb = 2,08-2,72 m = 2,26 s = 0,196	Vb = 14-19 m = 16,40 s = 1,506	10
Chiemsee-Gangfisch	Vb = 0,64-0,78 m = 0,72 s = 0,051	Vb = 0,24-0,36 m = 0,30 s = 0,056	Vb = 2,06-2,80 m = 2,42 s = 0,240	Vb = 15-19 m = 16,60 s = 1,265	10
Schnäpel der Treene	Vb = 0,82-1,00 m = 0,92 s = 0,051	Vb = 0,40-0,60 m = 0,48 s = 0,056	Vb = 1,49-2,15 m = 1,94 s = 0,213	Vb = 14-19 m = 17,31 s = 1,316	13
Kleine Maräne des Wittensees	Vb = 0,60-0,78 m = 0,67 s = 0,059	Vb = 0,17-0,23 m = 0,21 s = 0,018	Vb = 2,86-3,65 m = 3,29 s = 0,243	Vb = 26-32 m = 28,21 s = 2,155	14

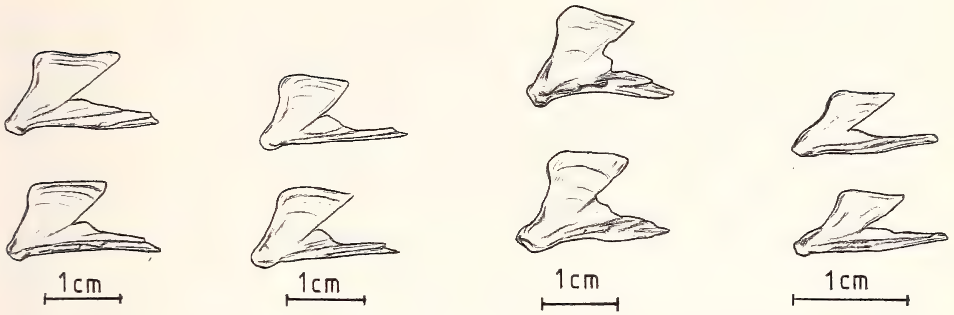


Abb. 11: Dentale verschiedener Coregonenpopulationen. V. l. n. r.: Laacher-See-Felchen, Chiemsee-Gangfisch, Schnäpel der Treene, Kleine Maräne des Wittensees.

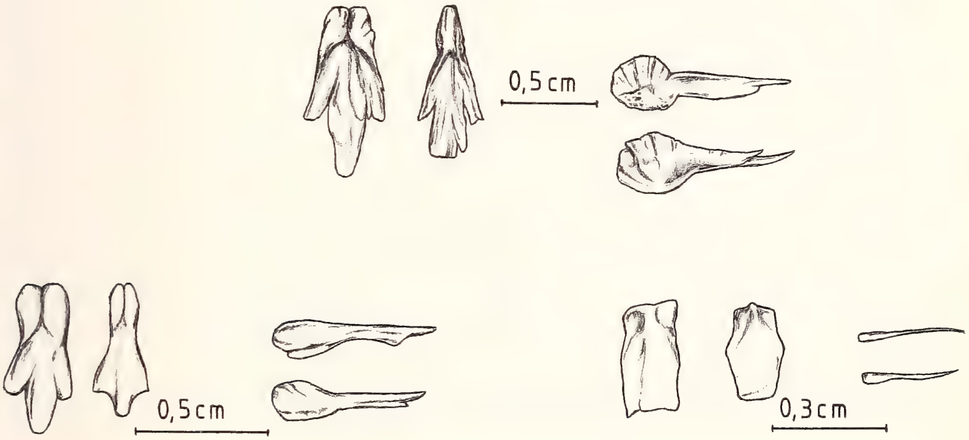


Abb. 12: Supraethmoid verschiedener Coregonenpopulationen. Links: Laacher-See-Felchen, Mitte: Schnäpel der Treene, rechts: Kleine Maräne des Wittensees.

ein gutes morphologisches Merkmal, um Arten und eventuell auch Unterarten innerhalb der Gattung *Coregonus* zu unterscheiden. Die Form des D ist bei den Populationen 1—4 sehr einheitlich, während es bei Population 6 relativ kürzer und höher ist. Auch Population 5 mit ihrem oberständigen Maul besitzt ein in der Form davon abweichendes und relativ langes D.

Supraethmoid (SE) (Abb. 12): Das kleine SE der Coregonen ist ein medianer Deckknochen, der am rostralen Ende des Ethmoidalknorpels diesem dorsal aufliegt. Nach Norden (1961) ist es bei den verschiedenen Coregonenarten sehr unterschiedlich gestaltet. Das SE der Populationen 1—4 ist ein flügelartiger Knochen, der durch eine Einschnürung in einen posterioren Anteil und einen anterioren Anteil gegliedert ist. Der anteriore Anteil weist auf seiner dorsalen Oberfläche eine mediale Furche auf, während ventral ein vertikal gerichteter Knochenkamm ausgebildet ist. Der posteriore, mehr flächenartig geformte Anteil weist an seinem Hinterrand drei große

Zacken auf. Das SE der Population 6 zeigt den gleichen Grundaufbau wie bei den oben beschriebenen Populationen. Allerdings ist der gesamte Knochen relativ länger und der vertikale Knochenkamm wesentlich stärker ausgebildet. Das SE der Population 5 ist sehr flach und weist einen mehr oder weniger rechteckigen Umriß auf.

Tabelle 6: Maße des Dentale der Coregonenpopulationen.

	D1	D2	D1/D2	D1/NLg x 100	n
Laacher-See-Felchen	Vb = 1,81-2,10 m = 1,97 s = 0,098	Vb = 0,75-1,00 m = 0,89 s = 0,071	Vb = 2,00-2,44 m = 2,22 s = 0,123	Vb = 45-50 m = 46,84 s = 1,385	19
Obersee-Felchen	Vb = 1,66-2,05 m = 1,84 s = 0,110	Vb = 0,73-0,97 m = 0,82 s = 0,056	Vb = 1,96-2,45 m = 2,26 s = 0,132	Vb = 42-48 m = 44,82 s = 1,741	17
Starnberger-See-Renken	Vb = 1,23-1,63 m = 1,43 s = 0,101	Vb = 0,59-0,72 m = 0,65 s = 0,046	Vb = 1,97-2,33 m = 2,22 s = 0,103	Vb = 41-46 m = 44,07 s = 1,269	14
Chiemsee-Blaufelchen	Vb = 1,74-2,33 m = 2,01 s = 0,165	Vb = 0,88-1,01 m = 0,92 s = 0,055	Vb = 2,04-2,30 m = 2,20 s = 0,094	Vb = 40-46 m = 43,70 s = 1,767	10
Chiemsee-Gangfisch	Vb = 1,72-2,04 m = 1,87 s = 0,098	Vb = 0,79-0,95 m = 0,87 s = 0,052	Vb = 2,02-2,22 m = 2,15 s = 0,061	Vb = 41-46 m = 42,80 s = 1,687	10
Schnäpel der Treene	Vb = 1,84-2,23 m = 2,01 s = 0,109	Vb = 1,05-1,35 m = 1,22 s = 0,076	Vb = 1,51-1,78 m = 1,65 s = 0,085	Vb = 36-40 m = 37,77 s = 1,092	13
Kleine Maräne des Wittensees	Vb = 1,18-1,55 m = 1,32 s = 0,098	Vb = 0,50-0,61 m = 0,54 s = 0,041	Vb = 2,19-2,60 m = 2,44 s = 0,112	Vb = 48-59 m = 54,21 s = 2,992	14

Tabelle 7: Maße des Supraethmoids der Coregonenpopulationen.

	SE1	SE1/NLg x 100	n
Laacher-See-Felchen	Vb = 0,40-0,54 m = 0,44 s = 0,051	Vb = 8,8-13,3 m = 10,39 s = 1,192	15
Obersee-Felchen	Vb = 0,37-0,52 m = 0,44 s = 0,052	Vb = 9,4-12,4 m = 10,75 s = 1,054	17
Starnberger-See-Renken	Vb = 0,30-0,40 m = 0,34 s = 0,038	Vb = 9,0-12,1 m = 10,31 s = 0,855	13
Chiemsee-Blaufelchen	Vb = 0,40-0,60 m = 0,51 s = 0,061	Vb = 8,9-13,1 m = 10,81 s = 1,449	10
Chiemsee-Gangfisch	Vb = 0,35-0,47 m = 0,43 s = 0,074	Vb = 9,2-12,8 m = 9,98 s = 1,524	10
Schnäpel der Treene	Vb = 0,69-1,16 m = 0,89 s = 0,120	Vb = 13,9-22,0 m = 16,77 s = 2,047	13
Kleine Maräne des Wittensees	Vb = 0,26-0,41 m = 0,30 s = 0,046	Vb = 11,1-14,2 m = 12,32 s = 1,068	10

Tabelle 7 vergleicht die Variationsbreiten der Meßstrecken und der relativen Werte dieser Merkmale bei den untersuchten Coregonenpopulationen.

Während sich die Populationen des Laacher Sees, Obersees, Starnberger Sees und Chiemsees an Hand der verwendeten Unterscheidungsmerkmale nicht voneinander trennen lassen, zeigen die Schnäpel der Treene und die Kleine Maräne des Wittensees diesbezüglich teilweise signifikante Unterschiede.

Beim Vergleich mit älteren Literaturangaben über die untersuchten Coregonenpopulationen fällt auf, daß sich die Populationen im Chiemsee seit der letzten Untersuchung Waglers (1932) bezüglich der Kiemenreusendornenanzahl stark verändert haben. Während Wagler auf dem ersten rechten Kiemenbogen für die „Große Renke", die er als einen Vertreter der großen Schwebrenken ansah, durchschnittlich 28,6 (Vb = 23—34) Reusendornen und für die „Kleine Renke", die er zum Verwandtschaftskreis des Gangfischs zählte, 24,88 (Vb = 20—30) Reusendornen ermittelte, berechnete ich für die heutigen Populationen im Chiemsee signifikant höhere Durchschnittswerte: m = 35,1 (Vb = 32—37) für 10 Blaufelchen und m = 33,7 (Vb = 32—36) für 10 Gangfische, wobei sich diese Werte nicht signifikant voneinander unterscheiden. Die Coregonenpopulationen des Laacher Sees (Vergleich zu Miegel 1966), des Obersees (Vergleich zu Hartmann & Knöpfler 1977; Hecht, Förster & Klein 1987) und Starnberger Sees (Vergleich zu Kölbing 1974) scheinen sich seit den letzten Untersuchungen morphologisch kaum verändert zu haben (Anzahl der Kiemenreusendornen). Auch die Kleine Maräne des Wittensees stimmt sehr gut mit den Ergebnissen über die Kleinen Maränen anderer norddeutscher Seen überein. Die Untersuchung des Schnäpels der Treene bot besonderes Interesse, waren doch die Schnäpelbestände an Nord- und Ostsee in den letzten Jahren verschollen. Aus einem Restbestand in der Widau (Grenzfluß zwischen Schleswig-Holstein und Dänemark) wurde jedoch in Zusammenarbeit mit dänischen Kollegen ein Wiedereinbürgerungsversuch in der Treene gestartet, bei dem 1988 erste Wiederfänge auftauchten (Dauster, pers. Mitteilung). Die ermittelte Kiemenreusendornenanzahl (m = 31,62; Vb = 29—34) stimmt mit den von Thienemann (1922) angegebenen Werten für die norddeutschen Schnäpel (Ostseeschnäpel, Schleischnäpel, Nordseeschnäpel) von durchschnittlich 30—32 gut überein.

Diskussion

Die Coregonen sind eine modifizierbare und phänotypisch sehr plastische Gruppe. Bei allen taxonomischen Untersuchungen zeigen sich in den verschiedenen Seen erhebliche Unterschiede, wobei aber überall Bindeglieder und Übergangsformen vorhanden sind. In diesem Formenreichtum der Gattung *Coregonus* liegt auch die Vielzahl der Namen begründet. Insbesondere die Anzahl der Kiemenreusendornen ist als taxonomisch verwertbares Merkmal heftig umstritten. Während Svärdson (1950—1970) die Einflüsse der Umwelt gegenüber diesem Merkmal als nur sehr schwach oder nicht existent einstuft und daher dieses als Marker für verschiedene Coregonenpopulationen benutzte, sind andere Autoren (Kozikowska 1961, Berg & Grimaldi 1966) der Meinung, daß eine erhebliche Umweltabhängigkeit besteht.

Im Laufe dieses Jahrhunderts, insbesondere in den letzten Jahrzehnten, ist es zu wesentlichen Veränderungen der Coregonengewässer Mitteleuropas gekommen.

Neben den zunehmenden Schadstoffbelastungen ist besonders die Eutrophierung der Seen (z. B. Bodensee) ein sehr ernstzunehmendes Problem geworden. Diese Veränderungen haben natürlich auch einen großen Einfluß auf die Populationsstruktur der Coregonen ausgeübt. So kann es zu Verhaltensänderungen der einzelnen Populationen kommen. Vorher vorhandene Isolationsbarrieren sympatrisch lebender Coregonenpopulationen können dadurch zusammenbrechen und zu einer Vermischung ursprünglich getrennter Bestände führen. Auch die moderne Bewirtschaftung der Seen (Coregonentransplantationen, künstliche Fischzucht) führt zu einer gewissen Vereinheitlichung der Populationen. Vermutlich ist die immer schwieriger werdende Abgrenzung der Blaufelchen und Gangfische im Bodensee (Hartmann & Knöpfler 1977; Löffler 1985; Ruhlé 1986; Hecht, Förster & Klein 1987) darauf zurückzuführen. Auch die Tatsache, daß die heutigen Populationen des Chiemsees sich morphologisch weitgehend den Populationen des Bodensees und anderer Seen angeglichen haben, ist ziemlich sicher ein Effekt der oben beschriebenen Umweltveränderungen. Es ist aber bekannt, daß im allgemeinen eine formenreichere Lebensgemeinschaft

Tabelle 8: Vergleich der drei Coregonengruppen an Hand verschiedener geeigneter Unterscheidungskriterien

Merkmal	Laacher See Obersee Starnberger See Chiemsee	Treene	Wittensee
Kopfform	stumpf, Maul end- bis schwach unterständig	gut entwickelte Nase, Maul unterständig	spitz, Maul oberständig
Relativer Augendurchmesser	16–23 %	15–18 %	22–26 %
Anzahl Kiemenreusendornen	32–43	29–34	40–47
Maxillare a) distaler/proximaler Anteil	1,28–2,3	1,08–1,72	2,1–2,93
Maxillare b) relative Länge	28–39 %	27–37 %	42–50 %
Prämaxillare a) Länge/Breite	2,2–2,77	1,36–1,58	1,3–1,96
Prämaxillare b) relative Länge	12–16 %	12–14 %	9–14 %
Supramaxillare a) Länge/Breite	1,96–2,81	1,49–2,15	2,86–3,65
Supramaxillare b) relative Länge	14–20 %	14–19 %	26–32 %
Dentale a) Länge/Höhe	1,96–2,45	1,51–1,78	2,19–2,6
Dentale b) relative Länge	40–50 %	36–40 %	48–59 %
Supraethmoid relative Länge	8,8–13,3 %	13,9–22 %	11,1–14,2 %

auch die weniger anfällige, also stabilere Gesellschaft darstellt. Daher sind diese durch den Menschen verursachten Veränderungen der Lebensbedingungen der Coregonen sehr umstritten und, wie so oft, noch nicht in ihren vollen Auswirkungen abzuschätzen.

Bei meiner Untersuchung fiel auf, daß als geeignete Unterscheidungskriterien besonders die Elemente, die im Zusammenhang mit der Ernährung stehen, verwendet werden können. Die Anzahl der Kiemenreusendornen ermöglicht, zumindest in weiten Grenzen, die Unterscheidung der Coregonen in die planktonfressenden Schwebrenken (sehr hohe Anzahl) und die sich weitgehend von Bodenorganismen ernährenden Bodenrenken (niedrigere Anzahl). Die Kleine Maräne ist als typischer Planktonfresser bekannt. In diesem Zusammenhang wäre es sehr aufschlußreich, etwas über die Ernährungsgewohnheiten des Schnäpels der Treene, der eine relativ geringe Reusendornenanzahl (m = 31,62) aufweist, zu erfahren. Leider sind mir darüber aber keinerlei wissenschaftliche Arbeiten bekannt. Auch die Knochenelemente des Kiefers sind als Unterscheidungsmerkmal verschiedener Coregonengruppen geeignet. Besonders das Dentale scheint sich im Laufe der Coregonenevolution in seiner Form und relativen Länge verändert zu haben, da dieser Knochen bei den Coregonen mit unterständigem Maul (Kleine Maräne), oberständigem Maul (Schnäpel) und end- oder schwach unterständigem Maul (Laacher-See-Felchen, Obersee-Felchen, Starnberger-See-Renken und Chiemsee-Renken) die größten Unterschiede aufweist. Die Abbildung 11 zeigt das Dentale (Lateralansicht) der Populationen 1, 4, 6 und 5 an Hand von jeweils zwei Beispielen, die auch individuelle Unterschiede berücksichtigen.

Unter Berücksichtigung meiner Untersuchungen und der Ergebnisse anderer Autoren schlage ich vor, die Populationen 1—4 als *Coregonus* cf. *lavaretus*, die Population 6 als *C.* cf. *oxyrhynchus* und die Population 5 als *C. albula* anzusprechen.

Ein Untersucher, der Arten charakterisieren möchte, muß neben morphologischen Kriterien auch ökologische, physiologische und genetische Aspekte berücksichtigen, denn das wichtigste biologische Merkmal von guten Arten ist bekanntermaßen die reproduktive Isolation. Ob die Entwicklung der Felchentypen seit dem Ende der letzten Eiszeit auf eine Aufspaltung in gute Arten hinausläuft oder ob sie nur ein Ausdruck der potentiellen innerartlichen Ausformung ist, wird sich auch in Zukunft vermutlich nur sehr schwer klären lassen, da durch menschliche Einwirkungen der natürlichen Entwicklung der Felchentypen ein Riegel vorgeschoben wird.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. J. Niethammer, Zoologisches Institut Bonn, danke ich für die vielen Anregungen und Ratschläge, mit der er diese Studie unterstützte. Weiterhin danke ich Herrn Dr. Klein (Bayerische Landesanstalt für Fischerei), Herrn Dr. Rösch (Institut für Seenforschung und Fischereiwesen Langenargen) und Herrn Hildebrandt (Vorsitzender des Sportfischervereins Treene-Friedrichsstadt) für die kostenlose Bereitstellung von Untersuchungsmaterial.

Zusammenfassung

Im Rahmen dieser Studie wurden Köpfe verschiedener Coregonenpopulationen deutscher Gewässer untersucht. Es ließen sich drei Gruppen unterscheiden:

1. Die Laacher-See-Felchen, Obersee-Felchen, Starnberger-See-Renken und Chiemsee-Renken: *Coregonus* cf. *lavaretus*.

2. Die Schnäpel der Treene: *Coregonus* cf. *oxyrhynchus*.
3. Die Kleine Maräne des Wittensees: *Coregonus albula*.

Als geeignete Unterscheidungskriterien erwiesen sich die Anzahl der Kiemenreusendornen, die Kopfform, Augengröße und die Form und relative Größe des Prämaxillare, Maxillare, Supramaxillare, Dentale und Supraethmoids.

Es kann der Hypothese zugestimmt werden, daß es in Folge der Umweltveränderungen (z. B. Eutrophierung) und der Praxis der modernen Bewirtschaftungsmaßnahmen (künstliche Fischzucht, Coregonenübertragungen) zu einer gewissen Vereinheitlichung der Coregonenpopulationen gekommen ist. Insbesondere im Chiemsee hat sich der Bestand seit der letzten Untersuchung Waglers (1932) stark verändert und bezüglich seiner Morphologie (Anzahl der Kiemenreusendornen) den Populationen des Bodensees angeglichen.

Literatur

Berg, A. & E. Grimaldi (1966): Ecological relationship between planktophagic fish species in the Lago Maggiore. — Verh. Internat. Verein. Limnol. 16: 1065—1073.

Dottrens, E. (1959): Systématique des corégones de l'Europe occidentale, basée sur une étude biométrique. — Revue suisse Zool. 66 (1): 1—66.

Gasowska, M. (1960): Genus *Coregonus* L. discussed in connection with a new systematic feature of shape and proportion of os maxillare and os supramaxillare. — Ann. zool., Warszawa 18 (26): 471—513.

Gasowska, M. (1970): Osteological analyses of the forms of the species *Coregonus lavaretus* L. from Poland and their relationship to forms from other places. — In: Biology of Coregonid Fishes, University of Manitoba Press, Winnipeg: 209—218.

Hartmann, J. & G. Knöpfler (1977): Zur Unterscheidung von Blaufelchen und Gangfisch. — Z. Binnenfischerei 27 (9): 49—50.

Hartmann, J. & H. Quoß (1982): „Sein oder Nichtsein": Der Gangfisch im Bodensee. — Der Fischwirt 32 (7): 52—54.

Hecht, W., M. Förster & M. Klein (1987): Biochemisch-genetische Untersuchung zur Frage der genetischen Differenzierung von Blaufelchen (*C. lavaretus wartmanni* Bloch) und Gangfisch (*C. lavaretus macrophthalmus* Nüsslin) aus dem Bodensee. — J. appl. Ichthyol. 3: 68—76.

Himberg, K.-J. M. (1970): A systematic and zoogeographic study of some North European Coregonids. — In: Biology of Coregonid Fishes, University of Manitoba Press, Winnipeg: 219—250.

Järvi, T. H. (1943): Zur Kenntnis der Coregonenformen Nord-Finnlands, insbesondere des Kuusamo-Gebietes. — Acta zool. fenn. 40: 1—91.

Karbe, L. (1964a): Die Chromosomenverhältnisse bei den Coregonen des Bodensees und einiger weiterer voralpiner Seen, ein Beitrag zu Problemen der Speziation in der Gattung *Coregonus*. — Z. Zool. Syst. EvolForsch. 2: 18—40.

Klein, M. (1980): Die Situation der Renkenfischerei am Starnberger See. — Fischer und Teichwirt 34: 227—232.

Kölbing, A. (1974): Der Starnberger See und die seinem Trophiegrad angemessene Bewirtschaftungsweise des Coregonenbestandes. — Veröff. zool. Staatssamml. München 17: 1—108.

Kozikowska, Z. (1961): Influence of the habitat on the morphology of fish, Small whitefisch, perch, selected elements. — Ekol. pol. A. 9 (27): 541—678.

Löffler, H. (1985): Enzym-elektrophoretische Untersuchung zur Artunterscheidung von Blaufelchen (*C. lavaretus wartmanni* Bloch) und Gangfischen (*C. lavaretus macrophthalmus* Nüsslin) aus dem Bodensee-Obersee, Bundesrepublik Deutschland. — Z. angew. Ichthyol. 1: 139—144.

Miegel, H. (1966): Die Coregonen des Laacher Sees. — Z. Fisch. 13: 393—432.

Norden, C. R. (1961): Comparative osteology of representative salmonid fishes, with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny. — J. Fish. Res. Bd. Canada 18 (5): 679—791.

Nümann, W. (1978): Versuch einer Klassifizierung der Bodensee-Coregonen durch Vergleich kombinierter Merkmale und die Eingliederung des sogenannten Braunfelchens. — Arch. Hydrobiol. 82 (1—4): 500—521.

Redeke, H. C. (1934): Über den Rheinschnäpel, *C. oxyrhynchus* L. — Verh. d. Int. Vereinig. f. Limnologie VI: 352—357.

Reichenbach-Klinke, H. (1969): Fischereibiologische Untersuchungen an den Renken des Chiemsees und anderer oberbayerischer Seen. — AFZ 94: 84—85.

Rösch, R. (1986): Egg-size of pelagic and nearshore spawning coregonids (*C. lavaretus*) from Lake Constance. — Arch. Hydrobiol. 109 (4): 519—523.

Ruhlé, C. (1986): Contribution to the problem of differentiation of "Blaufelchen" (*C. lavaretus wartmanni* L.) and "Gangfisch" (*C. lavaretus macrophthalmus* L.) in Lake Constance. — Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol. 22: 283—289.

Shaposhnikova, G. K. (1970): On the taxonomy of whitefishes from the USSR. — In: Biology of Coregonid Fishes, University of Manitoba Press, Winnipeg: 195—208.

Steinmann, P. (1950—1951): Monographie der schweizerischen Coregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. — Schweiz. Z. Hydrol. 12: 109—189, 340—491.

Steinmann, P. (1959): Ein neues System der mitteleuropäischen Coregonen. — Revue suisse Zool. Vol. 66.

Svärdson, G. (1952): The Coregonid Problem IV: The significance of scales and gillrakers. — Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 33: 204—232.

Svärdson, G. (1957): The Coregonid Problem VI: The Palearctic species and their intergrades. — Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 38: 267—356.

Thienemann, A. (1922): Weitere Untersuchungen an Coregonen. — Z. Fisch. N. F. 1: 168—196.

Thienemann, A. (1926): Vom Laacher See und seinen Silberfelchen. — Kosmos 23: 135—141.

Wagler, E. (1932): Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes VI: Die Schwebrenken des Chiemsees. — Arch. Hydrobiol. 24: 282—300.

Wagler, E. (1941): Die Lachsartigen (Salmonidae). II. Coregonen. — Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, 3. Bd., Stuttgart, Schweizerbarck'sche Verlagsbuchhandlung: 371—501.

Axel Schmoll, Henri-Spaak-Straße 129, 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 1	S. 93—95	Bonn, März 1991

Buchbesprechungen

Hentschel, E. & G. Wagner (1990): *Zoologisches Wörterbuch, Tiernamen, allgemeinbiologische, anatomische, physiologische Termini und biographische Daten.* Vierte Auflage. 576 S. UTB 367, Gustav Fischer, Stuttgart (Jena).

Das Zoologische Wörterbuch erscheint nun bereits in der vierten Auflage. Sein Umfang ist mit fast sechshundert Seiten an der Grenze dessen angelangt, was in einem einbändigen Taschenbuch unterzubringen ist. Neben Ergänzungen und Korrekturen enthält die neue Auflage weitere Kurzbiographien und erstmals Erklärungen von Tiernamen, vor allem Gattungsnamen. Für Studierende und praktizierende Zoologen ist das Werk eine unentbehrliche Hilfe bei der Suche nach Informationen, sprachlichen Ableitungen oder biographischen Angaben, auch wenn die Suche im letzteren Fall wegen der begrenzten Auswahl nicht immer erfolgreich sein kann. Den Verfassern gebührt Dank für ihre außerordentlich mühevolle Arbeit. Neben der handlichen Taschenbuchausgabe bietet der Jenaer Verlag auch eine gebundene Ausgabe an.

R. Hutterer

Interkommunaler Arbeitskreis Wahner Heide, Hrsg. (1989): *Die Wahner Heide, eine rheinische Landschaft im Spannungsfeld der Interessen.* 307 S., zahlreiche Abb., 2 Faltpläne. Rheinland-Verlag, Köln.

In unserem dichtbesiedelten Mitteleuropa sind die meisten Naturschutzgebiete naturnahe Kulturlandschaften, die der allgemeinen Nutzung nicht mehr voll zur Verfügung stehen. Wie Inseln den Meeresfluten sind sie aber dennoch dem ständigen Ansturm verschiedenster Nutzungsinteressen ausgesetzt. Ein Paradebeispiel dafür ist das in der Nähe von Köln liegende Naturschutzgebiet „Wahner Heide", das als eines der bedeutendsten Naturschutzgebiete Nordrhein-Westfalens gilt. Außer der Forstwirtschaft und der Jagd dient es als NATO-Truppenübungsplatz und ist darüber hinaus dem Großflughafen Köln/Bonn benachbart. Der „Interkommunale Arbeitskreis Wahner Heide", bestehend aus Vertretern der angrenzenden Städte und Gemeinden, beschloß 1986, ein Buch herauszugeben, in dem die gesamte Problematik dieses Naturschutzgebietes dargestellt werden sollte. Dies ist den 23 Autoren, koordiniert durch die Redakteure Heribert Böller und Uta Schmitz, hervorragend gelungen. Die zehn Hauptkapitel behandeln Natur- und Umweltschutz als ethische Verpflichtung, den Landschaftsraum Wahner Heide, Geschichte, Flora und Vegetation, Tierwelt, Veränderungen der Pflanzen- und Tierwelt, Schutzziele, Rechtsstatus, Nutzung und Nutzungskonflikte, Maßnahmen zum Schutz und zur Entwicklung der Wahner Heide. Alle Beiträge sind das Resultat gründlicher Recherchen vor Ort oder in Archiven, die Texte sind gut verständlich, die Bebilderung und das Layout ansprechend. In den Beiträgen werden auch gegensätzliche Standpunkte vertreten, aber der Grundtenor des Buches ist Dialogbereitschaft und Zusammenarbeit zum Nutzen der Allgemeinheit. Das Buch ist in seiner Konzeption und Ausführung ein Musterbeispiel für die vielschichtige Betrachtung eines komplizierten Problems. Dank großzügiger Druckbeihilfen ist der Verkaufspreis sehr niedrig.

R. Hutterer

Labhardt, F. (1990): *Der Rotfuchs. Naturgeschichte, Ökologie und Verhalten dieses erstaunlichen Jagdwildes.* (Mit einem Beitrag über die Fuchsjagd von Rolf Kröger). 158 S., 121 Abb. (davon 57 farbig), Tab. Parey, Berlin & Hamburg.

Mit der vorliegenden Neuerscheinung fügt der Verlag seinen Säuger-Artmonographien für Jäger einen weiteren Band hinzu; auch dieser ist in seiner Aufmachung von der gewohnten Qualität. Besonders zu erwähnen ist dabei die sehr reichhaltige und anschauliche Bilddokumentation mit vielen Photos — nahezu die Hälfte davon farbig — und Diagrammen; einige SW-Abbildungen haben allerding eine unbefriedigende Druckqualität (z. B. Abb. 86, S. 95).

Der Text ist flüssig, stellenweise aber auch stilistisch unglücklich oder „salopp" formuliert. Die Darstellung der Zusammenhänge ist so interessant aufgebaut und geschildert, daß man das Buch gerne und zügig durchliest. Einige Ausführungen (z. B. „Eifersucht" [S. 68] oder „Erfahrungsaustausch" [S. 126] bei Füchsen) sollten auch für den vornehmlich angesprochenen Leserkreis sachbezogener sein. Als doch etwas unerfreulich empfand der Rezensent, daß es bisweilen — beim Autor oder der Redaktion — an der nötigen Sorgfalt mangelt: so ist ein Billionstel nicht 10^{-8} (S. 26), sondern 10^{-12}; Caniden ist bisweilen mit „K" geschrieben.

Entscheidende Mängel hat der vorliegende Band leider dort, wo der Autor versucht, wissenschaftliche Sachverhalte darzustellen. So sind die kursorischen Ausführungen zur systematischen Stellung der Caniden (S. 16f) zu einem erheblichen Teil so unglücklich formuliert, daß der Sachverhalt nicht klar ist, oder sie sind schlichtweg falsch. Gleiches gilt beispielsweise für die Definition von „Habitat" im Glossar (S. 153) oder auch die Feststellung auf S. 106, daß „der Fuchs sich wie alle Landraubtiere mit einer großen Zahl an Jungen fortpflanzt". Einmal sollte die Aussage zwischen der durchschnittlichen Anzahl der Jungen eines Weibchens pro Wurf und der Gesamtzahl ihrer Nachkommen während seiner durchschnittlichen Lebensdauer trennen, zum anderen gibt es sehr wohl Landraubtiere mit nur 1 oder 2 Jungen pro Wurf (u. a. einige südamerikanische Felidenarten).

Sicherlich bietet diese Neuerscheinung trotz der genannten Mängel dem Jäger und interessierten Laien über den Rotfuchs vielfältige und meist auch sachlich richtige Informationen, der Verlag sollte aber erwägen, ob es nicht sinnvoll wäre, diese Reihe von Säuger-Artmonographien so zu konzipieren, daß sie mit einer ausführlichen und sachlich richtigen Darstellung der Naturgeschichte (i. w. S.) der jeweiligen Art fundierter und informativer wird und damit einen weiteren Leserkreis anspricht.

G. Peters

Robiller, F. (1990): *Handbuch der Vogelpflege: Papageien, Band 3: Mittel- und Südamerika.* 504 S., 323 Farbfotos, 11 Farbzeichnungen, 137 Farbkarten. Deutscher Landwirtschaftsverlag u. Verlag Eugen Ulmer, Berlin.

Ein erhöhtes Interesse zeigen in der Regel sowohl Aviculturisten als auch Artenschützer, wenn es um eine Vogelgruppe geht, die zwar jedem Laien bekannt ist, über deren Biologie jedoch selbst Fachleute erstaunlich wenig wissen: die Papageienvögel (Psittaciformes). Gerade im Hinblick auf die Papageien werden ja die unterschiedlichen Anschauungen über verschiedene Artenschutzkonzepte (z. B. Gefangenschaftszuchtprojekte versus Biotopschutz) heftig diskutiert, nachdem viele Arten wegen des exzessiven Handels und der fortschreitenden Lebensraumzerstörung in ihrem Bestand akut bedroht sind.

Der Autor der dreibändigen Papageien-Monographie weist in der kurzgefaßten Einführung zu Band 3 „Mittel- und Südamerika" (Band 1 u. 2 sollen folgen und werden neben einem „Allgemeinen Teil" die Papageien Australiens, Ozeaniens und Asiens sowie Neuseelands und Afrikas behandeln) zwar auf diese Gefährdung hin und nennt die Beschreibung der gegenwärtigen (Bestands-) Situation im Freiland und möglicher Erhaltungsmaßnahmen durch Zucht als die beiden Schwerpunkte des Bandes. Die Problematik, die mit dem Management zur Erhaltung von bedrohten Arten — insbesondere bei der Erhaltung von Restpopulationen durch Gefangenschaftszuchten — verbunden ist, verdient es jedoch, eingehender behandelt zu werden.

Der Inhalt des Bandes gliedert sich in verschiedene Kapitel, die jeweils die Arten einer Gattung vorstellen. Jedes Kapitel liefert eine Beschreibung der gattungstypischen Merkmale, des Habitus und — wenn bekannt — der Geschlechtsunterschiede, der Unterarten, des Verbreitungsgebietes, des Habitates, der Lebensweise, der Häufigkeit bzw. des Gefährdungsgrades, allgemeiner Informationen (zur Haltung), spezieller Haltungshinweise und der Zucht. Diese Informationen über die Papageienarten der Neotropis werden in meist knapper Form (nicht selten nur stichwortartig) präsentiert. Jedes Kapitel ist mit zahlreichen Abbildungen (Freiland- und Käfigaufnahmen der Vögel, Fotografien von Volierenanlagen und Lebensräumen, Verbreitungskarten) ausgestattet. Die Freilicht- bzw. Habitataufnahmen heben das Werk deutlich von anderen Handbüchern über die Haltung und Zucht von Papageien ab, auch wenn die Aussagekraft einiger Bilder und Bildunterschriften einiges zu wünschen übrig läßt.

Viele der Käfigaufnahmen werden dem Kenner der einschlägigen Literatur bereits bekannt sein. Dagegen erweist sich eine Reihe von Portraitaufnahmen als besonders wertvoll für die Alters- bzw. Artbestimmung (z. B. bei Amazonen), wenn verschiedene Altersstadien vergleichend dargestellt werden. Überaus fragwürdig erscheint jedoch der Wert solcher Abbildungen, die Farbmutationen von Papageien zeigen. Die von dem Autor oft propagierte These der Arterhaltung durch Zuchtprojekte verliert auf diese Weise an Glaubwürdigkeit. Ebenso unverständlich und widersprüchlich muten die Hinweise und Ratschläge zur Einzelhaltung von Papageien als Käfigvögel an. Begrüßenswert erscheint dagegen das angeschlossene Kapitel mit Worterklärungen. Hier bleibt zu wünschen, daß bei einer Neuauflage zu den erklärten 29 Begriffen bzw. Organisationen noch weitere hinzukommen und auch Korrekturen vorgenommen werden. Der Begriff monotypisch wird beispielsweise falsch erklärt, auch ist die Nominatform nicht das Synonym der „Stammform".

Das Literaturverzeichnis weist mit über 800 Quellen einen Umfang auf, der von vergleichbaren Werken in der Regel nicht erreicht wird. Bedauerlicherweise werden aber einige Quellen im Text selbst nicht zitiert. Auf diese Weise bleiben wichtige Hinweise (insbesondere zur Taxonomie und Biogeographie) unberücksichtigt. Auch fehlen wichtige Publikationen über die Ethologie von süamerikanischen Papageien.

Der Band 3 des Handbuchs der Vogelpflege bleibt seinem Titel treu: er stellt in erster Linie eine umfangreiche Sammlung detaillierter Haltungs- und Zuchtberichte dar. Die zahlreichen Hinweise zur Pflege (z. B. Fütterung) von südamerikanischen Papageien bedeuten für den interessierten Vogelhalter zweifelsohne eine wertvolle Bereicherung der vorhandenen Literatur. Allerdings sollten diese Hinweise auch kritisch betrachtet werden, insbesondere dann, wenn sich die dargestellten Erfahrungen bisher nur bei der Pflege weniger oder gar einzelner Exemplare seltener Arten bewährt haben und Verallgemeinerungen deshalb fragwürdig bleiben.

D. Vogels

Schulze, A. (1990): *Vogeltips für jedermann. Alles Wichtige zu unserer Vogelwelt.* 6., verbesserte Aufl. 128 S., 41 Farbphotos, 47 Zeichnungen. Mit „Vogelstimmen"-Tonkassette (2x30 Min.). Ehrenwirth Verlag, München (Buch und Kassette auch einzeln zu beziehen).

Dieses kleine Buch gliedert sich in folgende Kapitel: Kleine Vogelkunde; Aus dem Nest gefallen?; Erste Hilfe für kranke Vögel; Wie beobachtet man Vögel?; Vogelfütterung im Winter; Vogelvolk im Garten; Nistkästen und ihre Bewohner; Problemvögel um uns; Vogel- und Naturschutz; Anhang (mit Literatur und wichtigen Anschriften).

Es versucht, zu diesen Themen eine erste praktische Einführung zu geben, die allgemeinverständlich dargestellt ist. So erscheint es vor allen Dingen für junge Menschen geeignet, die ihr erstes, etwas ernsthafteres Interesse für die Vogelwelt um sich herum entdecken und hierbei eine Anleitung suchen, ebenso aber auch für Erwachsene, deren Interesse in dieser Richtung erwacht.

Die Tonkassette zum Buch stellt Gesänge und andere Lautäußerungen 61 heimischer Vogelarten (mit kurzen erläuternden Kommentaren) vor. Da man viele Vogelarten oft eher hört als sieht und die Indentifizierung einiger Arten nach dem Gesang eindeutiger und einfacher ist als nach ihrem Aussehen, ist diese Kassette eine wirklich nützliche Ergänzung zu jedem der bekannten Vogelführer für unsere Region. Angesichts der weiten Verbreitung entsprechender Abspielgeräte ist zu wünschen, daß möglichst viele Menschen eine solche Kassette erwerben, um sich an den Vogelgesängen zu erfreuen und dabei auch gleich etwas zu lernen.

G. Peters

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&" an Stelle von „und". Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.

Eisentraut, M. & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321—335.

Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — Am. Mus. Novit. 2821: 1—25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

[English version in the next number]

Bonner zoologische Beiträge
Band 42, Heft 1, 1991

INHALT

Reproduction of the Algerian mouse (*Mus spretus* Lataste, 1883) in the south of the Iberian Peninsula
Vargas, J. M., L. J. Palomo & P. Palmqvist 1

***Lemniscomys hoogstraali*, a new murid species from Sudan**
F. Dieterlen 11

The type locality of *Otomys angoniensis* Wroughton, 1906
W. F. H. Ansell & R. J. Dowsett 17

The food habits of the Madagascar Long-eared Owl *Asio madagascariensis* in southeastern Madagascar
S. M. Goodman, G. K. Creighton & C. Raxworthy 21

A preliminary census and notes on the distribution of the Barbary Falcon (*Falco pelegrinoides* Temminck, 1829) in the Canary Islands
E. Hernández, G. Delgado, J. Carillo, M. Nogales & V. Quilis 27

Aspects of the biology of Dippers *Cinclus cinclus minor* in the Atlas Mountains of Morocco outside the breeding season
S. J. Tyler & S. J. Ormerod 35

Gefangenschaftsbeobachtungen zum Greifverhalten bei Amazonenpapageien (Amazoninae, Aratingidae)
W. Lantermann & B. Wildschrei 47

Etude comparative du crâne des Ramphastidae (Aves, Piciformes)
E. Höfling 55

Karyologische Untersuchungen an der Omaneidechse *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887
B. Fritz, W. Bischoff & J.-P. Fritz 67

Der Schädel mitteleuropäischer Coregonen (Pisces: Salmonidae, *Coregonus*)
A. Schmoll 75

Buchbesprechungen 93

QL
1
B72z
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
SEP 26 1991
LIBRARIES

Band 42, Heft 2, 1991 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 2	S. 97—114	Bonn, Juni 1991

The ontogeny of social play and agonistic behaviour in selected canid species

Dorit Feddersen-Petersen

Abstract. The ontogeny of social play and agonistic behaviour in wolves (*Canis lupus lupus* L.), domestic dogs (poodles; *Canis lupus* f. fam.) and golden jackals (*Canis aureus* L.) during the first year of life was the subject of comparative investigation. Specific or domestication-induced variations in social play correspond to the phylogenetic (evolutionary) or domestication-induced differences in the social organization. Therefore, social play is defined in statu nascendi as specific group and communication behaviour. Qualitative and quantitative differences in the ontogeny of agonistic behaviour accord with specific differences in social play and are as well important for the development of hierarchies or species-typical social structures

Key words. Mammalia, Canidae, wolf, dog, jackal, ontogeny of social behaviour.

Introduction

Agonistic behaviour, the "competition" complex referring to fighting, threatening and submissive (e. g., immobility and passivity) and escape behaviour (Hinde 1971; Tembrock 1982; Wilson 1975) does not represent an independent functional system but is instead delegated to other functional goals. As such it serves the assertion of certain environmental demands.

The present study is an attempt to investigate those structures of agonistic behaviour as determined by mate requirements such as the biosocial mate (Tembrock 1982). Aggressive behaviour appears as a typical component of this behavioural complex in canids and may itself be the expression of several different intrinsic conditions or types of behavioural readiness (Hassenstein 1980). Aggressive behaviour is a component of communal social behaviour of many mammals such as the canids and is significant in the establishment of social hierarchies. In accordance with the suggestion of Tembrock (1982) the term "aggressive behaviour" is used in the following only in conjunction with the appearence of motor patterns directed against the physical well-being of conspecifics. It has to be stressed that aggression cannot be studied apart from the response that it evokes (Bekoff 1978; Eibl-Eibesfeldt 1967). So the interacting animals must be viewed as a social unit (Bekoff 1978).

Observations of social animals show that agonistic behaviour and behaviour involved in an establishment of contact (e. g., social play) are the basis for creation and maintenance of a social hierarchy, that is, dynamically balanced behaviour patterns for increasing or decreasing distance. Agonistic distance regulation involves distance increase on the one hand and, on the other, prevention of distance decrease and, as such, counteracts social play. In terms of motivation and function play activities represent various phenomena of varying quality because they include complex, diverse forms of behaviour. They deviate from other forms of behaviour in certain attributes (Tembrock 1958) and may be characterized on the descriptive level by identification criteria (Loizos 1966; Hinde & Stevenson 1969). An inventory of those behaviour forms shown during play is important as there still exists a deficiency of quantitative data. This deficiency is more than counterbalanced by an excess of unproven speculations.

Exact analysis of behaviour during the ontogeny of all group members is imperative as behavioural studies concerned solely with adult animals often lead to unqualified conclusions. Only through knowledge of the individual development of an animal its social status within the group and the appearence of agonistic behaviour may be determined causally.

Closely related wild canids such as wolves (*Canis lupus lupus* L.), coyotes (*Canis latrans* Say) and golden jackals (*Canis aureus* L.) exhibit under comparable captivity conditions, alongside conspicuous similarities, a number of interspecific dissimilarities in social behaviour and its ontogeny — with marked intraspecific variability (see Bekoff 1987). This applies as well for the comparison of domestic dogs (*Canis lupus*, f. fam.) of various breeds with their progenitor the wolf. As such, comparative study ot these animals offers excellent opportunities to record constants in regard to the development and significance of individual or species-typical behaviour particularities as well as those induced by domestication (including breed-typical behaviour).

It should be possible to define more precisely the significance of variability as well as similitaries in certain developmental phases for the species or the individual through long-term observation of as many individuals as possible the development of which is exactly known. This applies especially for the ontogeny of agonistic behaviour as well as for the development of social play each in regard to their mutual significance for the creation of hierarchies and/or a specific social structure. Statements on "different inborn developments of readiness to play" and "questions how far the ontogeny of social behaviour shows similarities and to what extent it is genetically determined" can hardly be answered by the example of play behaviour for 3 canid hybrids (cross breeds between dog and golden jackal) of one litter from 7—23 weeks of age (Willkomm 1991): firstly not only the small number of individuals but also the short space of observation time do not allow general statements and secondly especially hybrids show a very high individual variability with regard to many physiological and ethological processes in ontogeny which are hard to estimate (Feddersen 1978), and cannot be analysed "in order to find out whether the similar results are caused in social adaptation or genetically" in pups growing up together and developing in interdependence of each other.

Material and Methods

My data concerning the ontogeny of social behaviour originate from long-term studies of various wild canids, domestic dogs (poodles) and hybrids between wild and domestic dogs. In the course of 12 years a total of 159 canids (74 of these hand raised) were observed and videotaped regularly. The observations making up the present study are part of comparative behavioural ontogeny studies in wolves (n = 22), golden jackals (n = 12) and domestic dogs (poodles, n = 27). Only dyadic interactions were filmed and analysed by using the slow-motion and the single picture's mode, and of these, only those were selected in which the interacting animals were in complete view throughout the play-bout or the agonistic encounter or other social behaviour patterns. This resulted in a total of 72 352 complete interactions being analysed both in nature and frequency (35 688 entries concerning the agonistic behaviour complex were evaluated as well as 22 796 bits of information concerning play behaviour).

All of the canids grew up and live in the animal garden in open air enclosures (20 x 15 m) at the Institut für Haustierkunde, University of Kiel, in groups of 5 to 13 individuals. The enclosures contain several rocks, trees and boxes which provide shelter and refuge from aggressive inmates. Observations were analysed on a daily basis from birth to the age of 12 months.

Canid groups: Wolves: three seperate litters concerning 5 (2, 3), 6 (3, 3) and 5 (3, 2) pups; jackals: two litters of 5 (3, 2) and 7 (3, 4) pups; poodles: three litters of 7 (4, 3), 6 (3, 3) and 7 (4, 3) pups; a mixed poodle-wolf group of 6 (3, 3) wolves (one litter) and 7 (3, 4) poodles (one litter). Each litter respectively grouping (poodle-wolf-group) was observed independently. Sex ratio within all litters happened to be nearly balanced, so conditions altogether were highly equivalent within each grouping and allowed comparison.

All litters were observed for approximately 1600 h between birth and 12 months of age. Observations were randomly scattered between 06.00 and 20.00 hours.

All animals were hand-reared and housed for the first two months of life in the 3 m x 4 m indoor pen of the enclosure. Wolves and poodles of the mixed group were hand-reared together being nearly of the same age.

Each litter was filmed independently under comparable conditions. Filming was carried out using a Panasonic time lapse video-recorder and a Sony video-camera, conducted from a higher placed hide which overlooked the whole enclosures.

The data described in this study are part of longitudinal studies, and were analysed with especial attention to age changes within the groups. If one takes the view that play is closely tied in with other behaviour patterns, then one might expect the process of sexual maturity, for example, to be reflected in the context of play behaviour. The identity and sex of each of the participants in play or in agonistic encounters were recorded. Sex-differences have been reported in other aspects of the canid behaviour. They have claimed that males generally play more than females in all groupings (Feddersen-Petersen in prep.) and individualities may be seen as differences in the developmental strategies that have been evolved conform to the sex roles typical of the species. These developmental strategies are not part of this study. The following criteria were used to differenciate playful from agonistic encounters and other social behaviour patterns.

Operational definition of play

Interactions selected for analysis were those which consisted principally of play signals, those as play-bow, "play-faces", play-approaches, withdrawals and communications in an exaggerated manner. Definition of exaggeration resulted by video-film analysis. Play contains many behaviour patterns which are also used in agonistic or predatory context, but shown in a special manner: The subjective impression of an exaggerated expression that is typical for the play situation results in a complex way: certain signals are shown in a "typical" intensity in a stereotyped way that brings about the impression of an exaggeration because of the context when combined with "neutral" signals (Feddersen-Petersen 1989). Play signals have been stereotyped into "typical intensities".

My results are not contradictory to those of Hill & Bekoff (1977) who found that motor acts were actually less exaggerated only in terms of duration and more stereotyped when performed during social play than during "serious" agonistic encounters. Compared to the amplitude of signals within a "serious" threatening e. g. of high intensity I could not find any difference. Further, there is a typical "play glance" which does not stare at the partner but overlook him slightly or is directed into the distance, and the conspicuous speed of changing expressions (expressions may be changed short-dated in very high frequency, and then shown strikingly slowly even to grown stiff in this pose leading to the rupture of the sequence). Furthermore, aggressive vocalizations are totally absent during play (Hill & Bekoff 1977) and play-vocalizations occur (Feddersen-Petersen in prep.). There are role reversals during play between animals of known ranks. So play soliticing actions are typical for play situations.

Non-playful social behaviour patterns

Agonistic encounters such as typical mimics, postures and vocalizations of offensive and defensive threatening in various intensities, behaviour patterns of attack and fighting, flight and "passive submission" (Schenkel 1967).

Other behaviour patterns

Movements of contact behaviour, "active submission" (Schenkel 1967), greeting, olfactory investigation of the partner and mating behaviour.

Behaviour patterns categorized as play behaviour, agonistic behaviour and other behaviour patterns were analysed in quality as in quantity without considering sex-differences.

Results and Discussion

Wolves

Juvenile wolves are characterized during the first year of life (and beyond) by pronounced play activities. In addition to the wellknown canid types of social play, e. g., contact and race games, which normally intergrade into one another and consist of very variable sequences, wolves display a further category. Indeed, these communication or mimic games make up a large part of the social plays (Feddersen-Petersen 1986, 1988). 19 % of all social behaviour patterns registered for the third month of live involve mutual communication of playfully expressed, exaggerated signals almost exclusively from the mimic area (fig. 1). If one considers the percentage of the social play forms mentioned (and solitary play) in the course of the first year as compared to all observed social behaviour patterns it becomes apparent that contact games (i. e. those games with body contact directed towards a social partner; Tembrock 1958; play behaviour within the contact field; Tembrock 1982) are the earliest type of play. To a large extent contact games may be termed bite and fight plays or play-fighting. For example, the participants attempt to softly bite each other, tug one another's fur or to fight with playful exaggeration (muzzle very widely opened, etc.). Transitions to "serious" conflicts are the exception and indeed if one partner were to bite overzealously, as an example, the interaction would be interrupted immediately. Very early bite games (2—5 weeks) involve almost exclusively mutual muzzle hugging or biting in ears, cheeks, limbs and tail. Subsequent to the eighth week biting is directed primarily towards the throat and shoulder areas increasingly combined with shake movements, embracement, pouncing and other elements of play-fighting. After the third month this type of contact play is carried out with pronounced role assumption and subsequent exchange: a puppy will first play, for example, the "underdog" by sending a few, limited body signals indicating social inferiority in a playful exaggerated manner while his partner plays the role of the social superior (fig. 2). The "social superior" may then switch roles and bring elements of "submission" (in the sense of Schenkel 1967) into the play (fig. 3). The playful exaggeration refers to the amplitude and speed of expressive movements or behaviour patterns (Feddersen-Petersen 1989, Feddersen-Petersen in prep.). Contact games with role exchange normally appear in combination with race games (i. e., all those games directed towards a social partner and involving mutual pursuit and a lack of body contact; Tembrock 1958; motion plays taking place within the near or the distant field; Tembrock 1982) in which the primary goal is the playful pursuit of one's

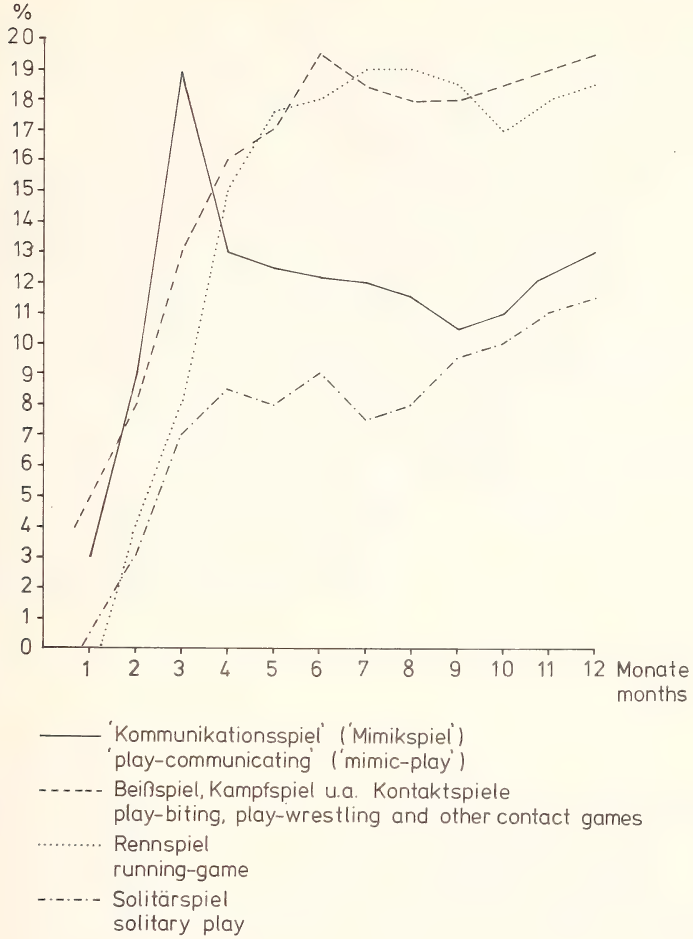


Fig. 1: Frequency of various forms of play during the first year of life in wolves (*Canis lupus lupus* L.), n = 16, as a percentage of all dyadic interactions observed.

opponent. Solitary play is much less common as compared to social games. Mimic games (i. e., all those partner-related games without body contact characterized by playfully exaggerated communication primarily in the mimic area and a paucity of body movement; Feddersen-Petersen 1988) may be observed in greatly increased frequency subsequent to the fourth week of life: normally only two animals participate and stand, sit or lie opposite to and communicate with one another. Signals from the entire mimical repertoire (a rich assortment of facial expressions displayed in at least 23 individual signals of highly different intensity) are at first (4—6 weeks) exaggeratedly expressed and answered individually (one play-signal per expression as a rule; fig. 4). Included are bizarre forms of muzzle-wrinkling or lip retraction, for instance. Later, after 7—8 weeks, signals are given in steadily increasing and increasing-

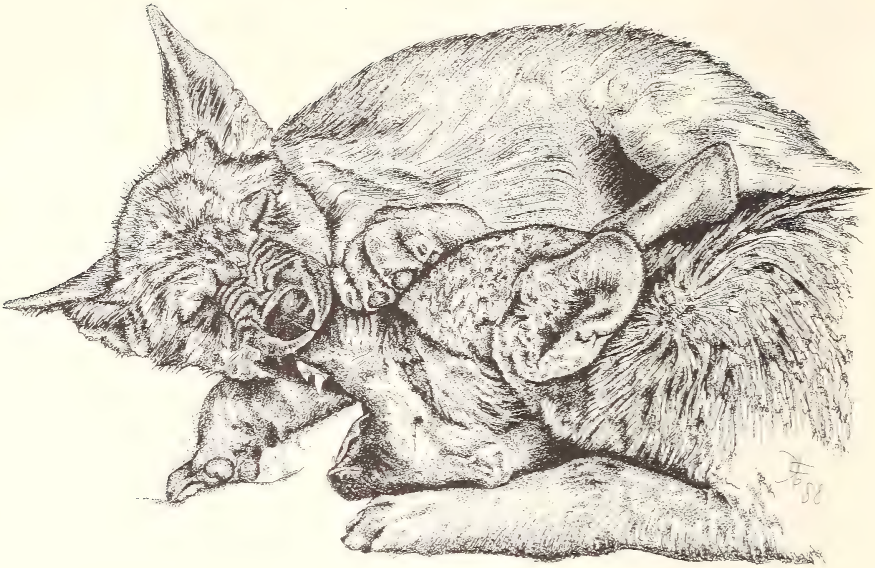
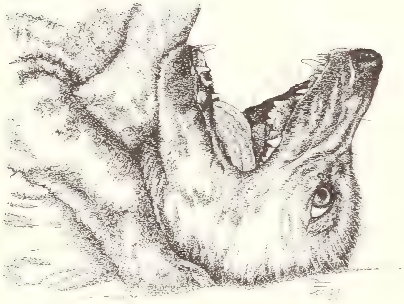


Fig. 2: "Muzzle-hugging" as a playful dominance gesture (play-fighting) in infant wolves.



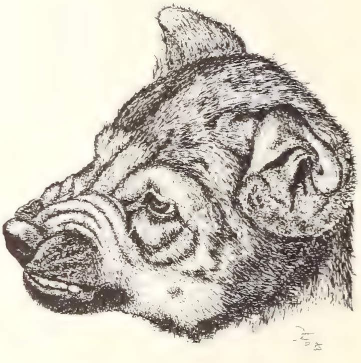


Fig. 3 (left): "Submission", playfully performed (play-fighting) in infant wolves.

Fig. 4 (right): Play-threatening, expressed solely by pronounced muzzle-wrinkling (mimic play) in wolf puppy 6 weeks old.

ly differing combinations (now one expression contains several play-signals as a rule; Feddersen-Petersen 1988). Emphasis must be given to the difficult attempt to replace the complex perception of mimical exaggeration by the quantification of a few characters, although the very high intensity of individual signals may be proven by film recordings.

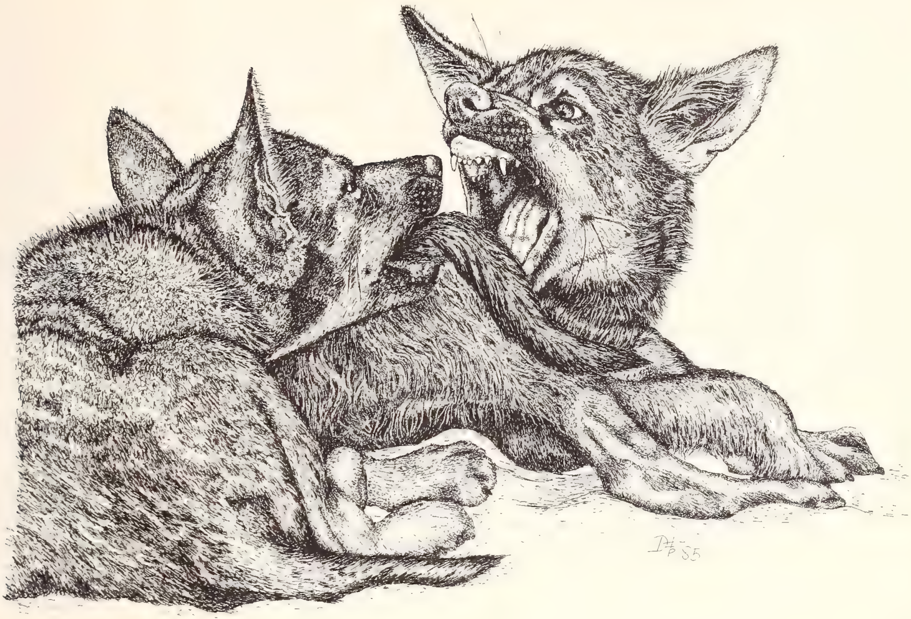


Fig. 5: Play-threatening, expressed by widely opened mouth, muzzle-wrinkling and pronounced teeth-baring (mimic play) in wolf puppies 8 weeks of age.

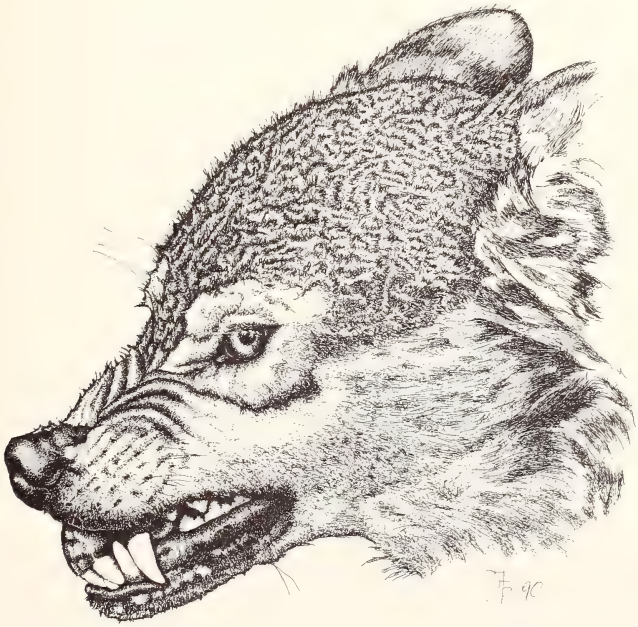


Fig. 6: Defensive threatening in adult wolf.

For example, various forms of agonistic behaviour, “appeasement” and contact behaviour are played solely with motions and postures involving facial elements such as the muzzle, lips, eyes, forehead skin and the ears. Mimic playing, e. g., playful threat exaggeration (fig. 5) is always characterized by the high intensity of a limited number of specific signals, in this case by muzzle-wrinkling, teeth-baring and mouth-opening widely correlated with the absence of those additional signals present during expression of “genuine” threat (fig. 6). Indeed, the body posture is completely relaxed, the ears are placed “neutrally” (i. e., the posture present when the animal is not involved in any particular activity) and the opponent is not looked at directly but instead somewhat from the side (play-look). In this case, the opponent answers with play biting. Occasionally, mimic signals can be interrupted by a particularly successful play signal (e. g., head whipping) which certainly has a metacommunicative significance (in the sense of Bateson 1955). The playful mood remains even when play signals are expressed in an agonistic context. In addition, much seems to indicate that the entirety of playful expression can be answered differently dependent upon which signals are expressed first. This is apparently the case even when the signal combination is absolutely identical. Sequence-analytical studies should help reveal which function the action units may have within the sequences (Feddersen-Petersen in press).

Poodles

Poodles exhibit a maximum in play activity between the sixth week of life and approximately 6 months of age (fig. 7). By the latter time a relatively stable hierarchy has been established and from now on the games are coloured by a primarily aggressive tone or may even end in serious fights. Play-fighting (bite and fight games) predominates but decreases rather abruptly towards the eighth month and continually thereafter. In contrast to the wolves, poodles play a great deal less especially subsequent to the fifth or sixth month. Whereas wolves integrate primarily optical signals into the games, the “talkative” poodles develop bark-games (Zimen 1971), so-called acoustic communication games (Feddersen-Petersen 1986) which proceed relatively stereotypical and reach their maximum frequency in the fourth month of life. Poodles rarely imitate expressional motions in play while mimical communication games are lacking. Play soliciting actions (Bekoff 1972; 1974a) especially trampling, hopping or bowing (the front legs and shoulders touch the ground while the hind quarters remain standing), which are carried out with a minimum of variability, usually initiate play-fighting. Play in wolves appears much more complex for these reasons: the playful contacts are on a much higher level of complexity and play signals elicit much more differentiated answers; play-fighting leads to more counterattacks and various role reversals between attackers and defenders are the rule.

Comparison of the relative frequency of play by wolves and poodles (fig. 8) shows that wolves begin to play earlier and play frequency is almost always greater than the corresponding poodle norm. This does not change for the entirety of the first year. In contrast, poodle play contains increasingly more agonistic behaviour patterns subsequent to the sixth month.

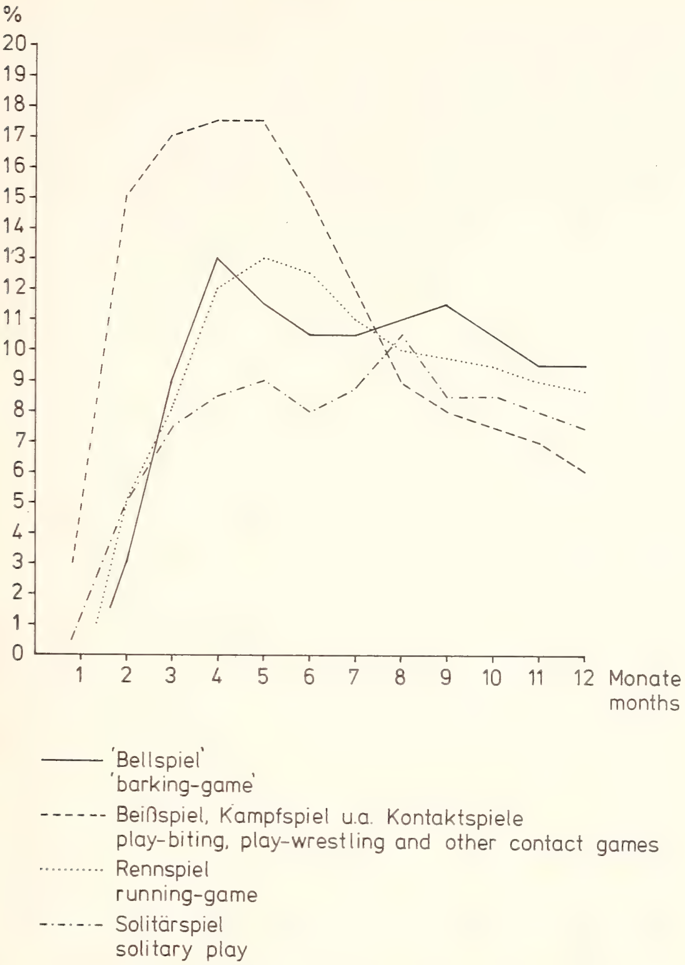


Fig. 7: Frequency of various forms of play in poodles (*Canis lupus*, f. familiaris) during the first year of life, n = 20, as a percentage of all dyadic interactions observed.

Agonistic interactions (fig. 9) appear earlier in the poodle groups than amongst the wolves. The frequency of such interactions increases among poodles in the course of the first year and accelerates thereafter. The frequency within the wolf group always lies under the corresponding poodle norm where it decreases in the course of the last third of the first year. An increase in aggression in the wolves first appeared after 22—23 months.

Agonistic behaviour among wolves living in a closed, naturally formed group (i. e., a group developed without human interference regarding community composition) is determined structurally by a high degree of ritualization. A number of signal motions are used to elucidate the dominance or subdominance of a certain animal during each contact with another member of the group in a specific situation. Conflicts

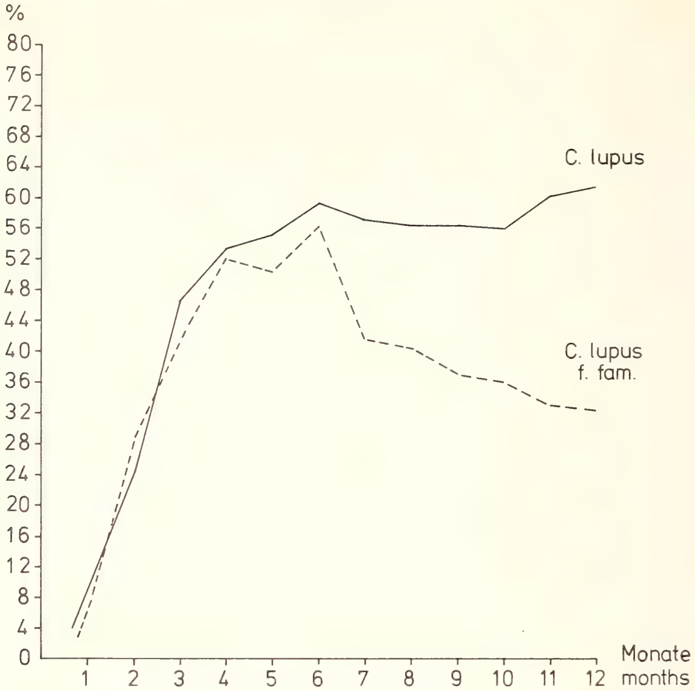


Fig. 8: Frequency of play in 16 wolves and 20 poodles during the first year of life as a percentage of all dyadic interactions observed.

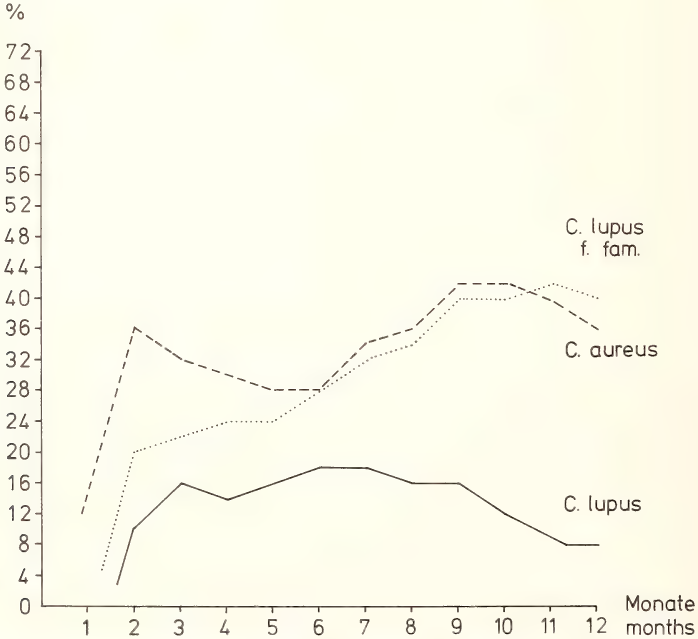
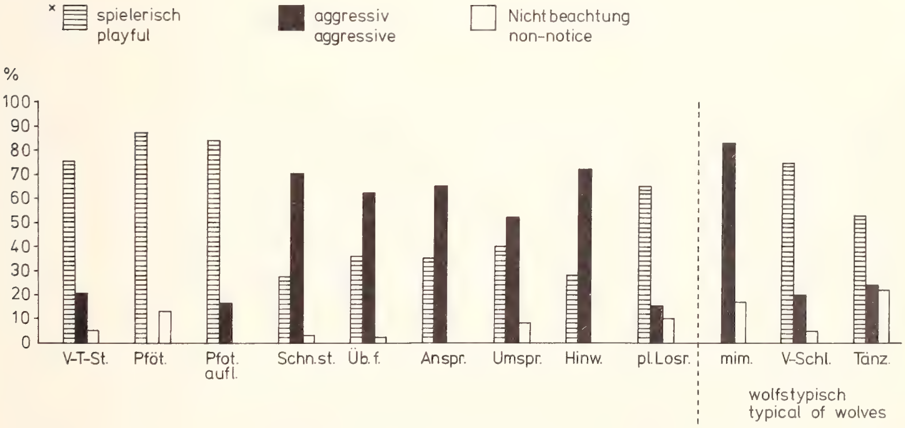


Fig. 9: Frequency of agonistic behaviour in 16 wolves, 20 poodles, 12 golden jackals (*Canis aureus* L.) during the first year of life as a percentage of all dyadic interactions observed.

in an agonistic context among wolves were seen during the observation period solely in form of ritualized fighting on a high level of complexity (Feddersen-Petersen in prep.). Poodles fight in a much less ritualized manner. An attack launched by a dominant poodle male escalated in 70 % of the observed cases to grabbing and bite-shaking regardless of the opponent's reaction. Group aggression (Hassenstein 1980) was often the result when all group members joined a collective attack on the threatened animal. The so-called "underdog" lacking in social rights is quite common in poodle-groupings these being characterized by the absence of a fine-tiered social hierarchy. The social distance between the high ranking animal or animals and the rest of the group is large.

Mixed poodle-wolf-groups

The relative frequency of play is further reduced in mixed poodle-wolf-groupings (the total lying under the poodle norm) and a further increase of agonistic behaviour patterns in poodles directed towards the wolves is the rule. The wolves, in contrast, show remarkably often appeasement behaviour toward the poodles and are "submissive". Poodles react in most cases aggressively in response to the wolves' attempts to play (fig. 10). This is particularly true in regard to mimical play signals typical in wolves. However, even summons to play such as playful throwing of oneself to the ground, jumping around, jumping on one another or playful attacks rarely lead to social play but are instead the prelude to social attacks by the poodles. In contrast, the wolves

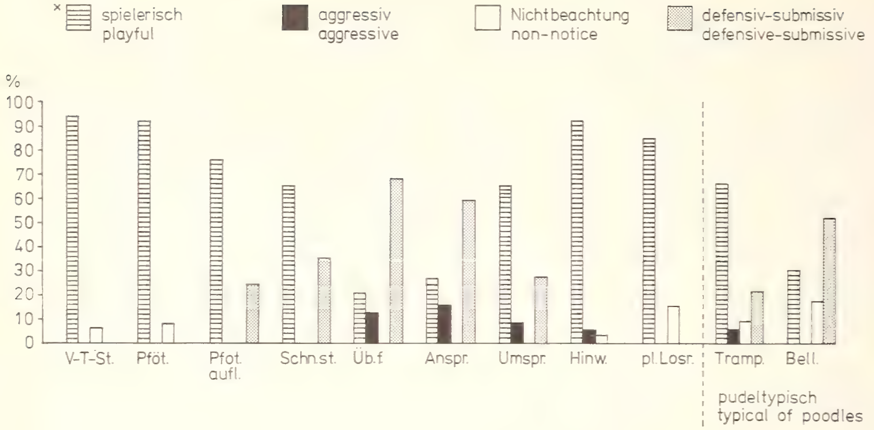


V-T-St. = Vorderkörper-Tief-Stellung play-bow
Pföt. = Pföteln foreleg-raising
Pfot.aufl. = Pfote auflegen face-pawing
Schn.st. = Schnauzenstossen muzzle-pushing
Üb.f = spielerischer Überfall play-attacking

Anspr. = Anspringen play-leaping
Umspr. = Umspringen play-skipping round
Hinw. = Hinwerfen play-falling down
pl. Losr. = plötzliches Losrennen sudden run away

mim. = mimische Spielsignale mimic play-signals
V-Schl. = Vorderkörper Schlenkern forebody dangling
Tänz. = Tänzeln play tripping

Fig. 10: Frequency of possible reactions of poodles, n = 7, to play signals given by wolves, n = 6, within a mixed poodle-wolf grouping (all animals between 0—12 months of age).



V-T-St. = Vorderkörper-Tief-Stellung play-bow
Pföt. = Pföteln foreleg-raising
Pfot.aufl. = Pfote auflegen face-pawing
Schn. st. = Schnauzenstossen muzzle-pushing
Üb. f. = spielerischer Überfall play-attacking
Anspr. = Anspringen play-leaping
Umspr. = Umspringen play-skipping round
Hinw. = Hinwerfen play-falling down
pl. Losr. = plötzliches Losrennen sudden run away
Tramp. = Trampeln 'play-trampling
Bell. = 'Bellspiel' 'barking-games'

Fig. 11: Frequency of possible reactions of wolves, n = 6, to play signals given by poodles, n = 7, within a mixed poodle-wolf grouping (all animals between 0—12 months of age).

react much more often to play-signals shown by poodles (fig. 11) with play sequences or appeasement gestures and rarely with aggression (this applies as well for replies to typical poodle signals). The regularity of this behaviour has as a consequence that subsequent to the third or fourth month of life the male wolves are dominated by poodle males as expressed in priority during feeding and at favoured places, etc. This dominance causes that the wolves are at times greatly restricted in areas of their social behaviour.

Golden jackals

Pronounced aggression is present during the first 4—6 weeks of life in groups of pups (fig. 9). Bite and fight games, the sole form of social play in golden jackals, regularly escalate into unritualized conflicts including biting intended to harm. The frequency of agonistic behavioural patterns reaches its maximum at approximately 9 weeks. In this period 36 % of all registered behavioural patterns involve elements of attack and threatening behaviour, defense and escape. At 10 (12) weeks the aggression decreases in the group of pups. By this age the litters have established certain hierarchies and groupings or pairs have created spatially separated subgroups. Intragroup play frequency increases while intergroup cohabitation in a relatively restricted area is regulated by expressing ritualized threat motions (fig. 12). This takes

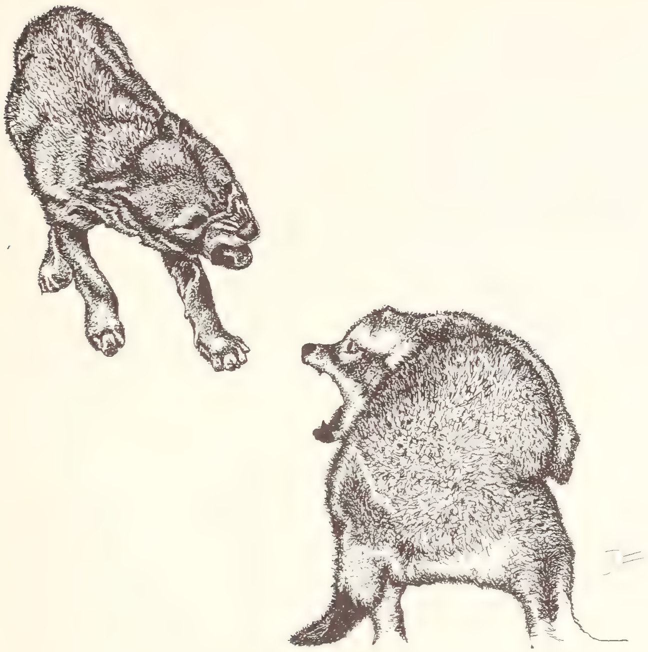


Fig. 12: Offensive and defensive threatening in golden jackals.

place without the occurrence of physically harmful conflicts. The frequency of play increases within the subgroups (fig. 13) and social games free of aggression take place up to the onset of the first estrus period. The expression elements of these games are restricted almost entirely to the agonistic context. Communication games are lacking. Wide mouth-opening (fig. 14) is shown as an intention motion (and only here) shortly before playful biting in the course of play-fighting and is not answered as a play-signal through mimical exaggeration. The relaxed, open-mouth face of golden jackals is always displayed during play-fighting as a prelude thereof.

If one considers the relative frequency of play forms in golden jackals (fig. 13) it becomes apparent that solitary play dominates over social plays up to the 3 months of age. The total amount of play is considerably less than that of wolves at a comparable age (fig. 15). The relative frequency of agonistic interactions lies considerably above the wolf and poodle norms (fig. 9) and is especially pronounced prior to the establishment of social groups (at approximately 9 weeks of age) and to the onset of the first estrus of jackals (February/March).

According to the results presented here qualitative and quantitative differences in social play forms and their ontogeny as well as the same type of differences in the development of agonistic behaviour in various wild canids and domestic dogs (poodles) correspond with species-typical or domestication-induced particularities in communication and social behaviour (Feddersen-Petersen 1986). Only wolves develop mimic-play in conjunction with their higher level of complexity in optical

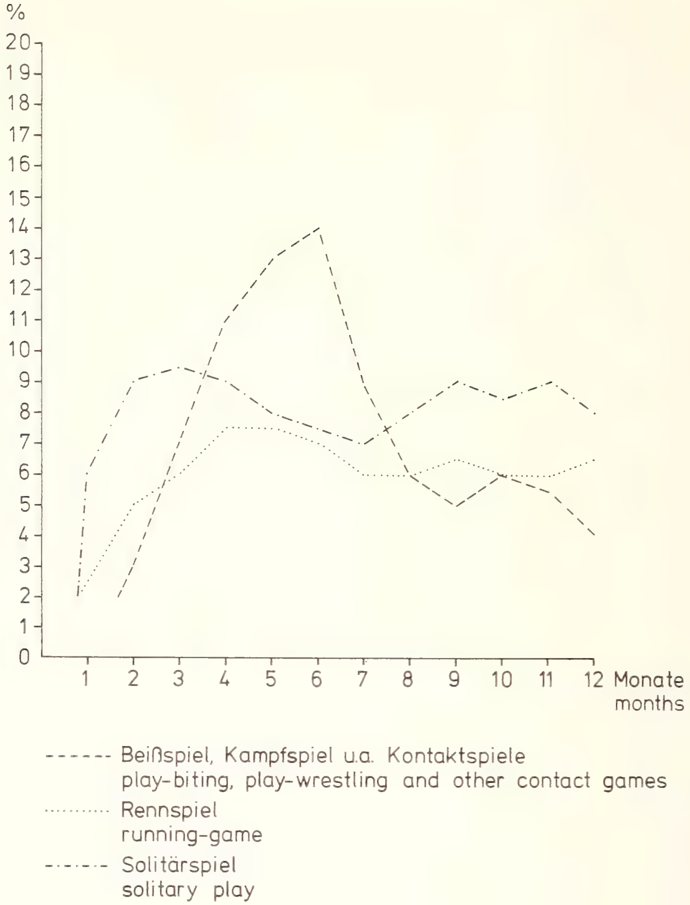


Fig. 13: Frequency of various forms of play in golden jackals, n = 12, during the first year of life as a percentage of all dyadic interactions observed.

communication and their finely graduated pack hierarchy (Mech 1970; Schenkel 1947, 1967). The mimic-play becomes progressively differentiated, graduated and subtile with increasing age. Within the framework of contact and race games, favoured body signals are employed and become themselves increasingly variable. The refinement of wolf communication in contrast to that of golden jackals becomes rapidly apparent in the course of ontogeny (wolves have a much larger number of expressive elements at their disposal with the help of which they may convey more complicated and graduated social communications (Feddersen 1987; Feddersen-Petersen 1986, 1988). Patterns are seen to occur in certain sequences or combinations of varying complexity and stereotypy and it follows that any behavioural element is potentially informative. Social games are obviously of great importance for the optimation of communicative sequences and the flexibility thereof. The play of poodles illustrates their relative coarsening in the optical area (Zimen 1971; Feddersen 1978)

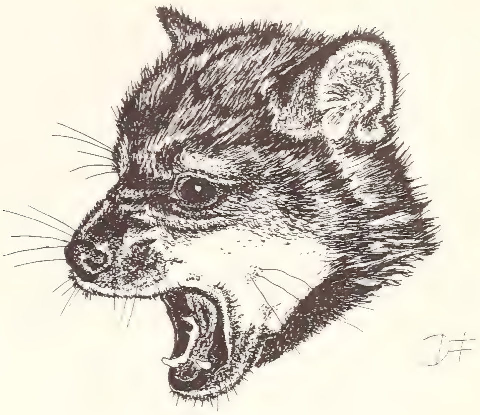


Fig. 14: Wide-mouth-opening indicating the intention to playful biting (play-fighting) in golden jackals.

and their hypertrophizied bark tendency; acoustic communicative play and the infrequent appearance of optical expression structures in play correspond as such and "fit" in the relatively more simple pack organization of domestic dogs. The social games of golden jackals appear to be rather stereotypical through impoverishment in expressive elements while at the same time constructing fewer variable sequences. Such interspecific and intraspecific differences are to be seen highly genetically determined. The early ontogeny of rank-related fighting as well as certain partner preferences which reveal themselves, for instance, in mutual social play, are apparently responsible for the early segregation of young animals (see Bekoff 1974b). Accordingly, agonistic behaviour (together with territorial behaviour) provides important elements of the time-space succession (Tembrock 1982) between the members of a social unit by necessitating specific structures of social grouping and the creation of relatively typical role patterns. This is reflected in the tendency of golden jackals to subdivide larger groups and create subgroups whereas wolves and dogs create specific hierarchies. Thereby one may note that wolves first experience an extended phase of high play activity during which agonistic interactions are observed to take place primarily in a playful context. Aggression within the wolf groups is extremely rare during the first year of life. In social play young wolves develop a number of play motions by "rehearsing" signal sequences of varying composition. In the agonistic context a high degree of ritualization is established. The limited play period of domestic dogs (poodles) and the great amount of aggression in the latter part of the first year of life can most probably be correlated to their earlier achievement of sexual maturity. Althaus (1978) considered as an established fact a relative acceleration of the developmental processes (growth processes, sexual maturity, etc.) for various physiological as ethological parameters in domestic animals as compared to their wild progenitors. My results confirm this interpretation and stand in pronounced contradiction to the arguments of Zimen (1971, 1990) who states that poodles in contrast to wolves dispose of a lesser production of simulation-induced aggressive energy. Zimen (1971) interpretes this as a neotony in the sense that adult poodles behave like juvenile wolves. Especially for the ontogeny of agonistic behaviour confirmation of this thesis cannot be brought and this is further evidence that the term "neotony" or the "persistence of juvenile characters" cannot be used. The unsuitability of the term in conjunction with morphological characters in domestic animals has long since been established (Starck 1962). As Starck (1962) stated this applies as well for behavioural studies as the claim cannot be made in domestication studies that a general principle of fetalisation is effective in the sense of a law of form genesis. Even the principle of the "retention of juvenile characters" in domestication cannot be upheld. Conspicuous is the large amount of agonistic behaviour displayed by a dog breed which under "normal" circumstances of cohabitation with humans is extremely willing to subordinate itself. Comparison with other dog breeds cannot be made as corresponding observations of ontogenies under comparable conditions are not available. As such, it is conceivable that differences may be considered breed-typical but are in reality merely the result of methodical differences in respect to observation, recording and evaluation. Comparative studies of the ontogeny of behaviour in German Shephards and Retrievers support the existence of breed-specific ontogenies (Feddersen-Petersen & Hoffmeister 1990).

In any case, it is evident that poodles fight primarily in an unritualized manner and this may be interpreted as domestication-induced changes in correlation with the reduction and coarsening of optical expression behaviour in this breed.

One last point is that apparently the ability of some dog breeds to live together as a group is rather limited as the result of the long-term selection pressure involved in cohabitation with man in his environment.

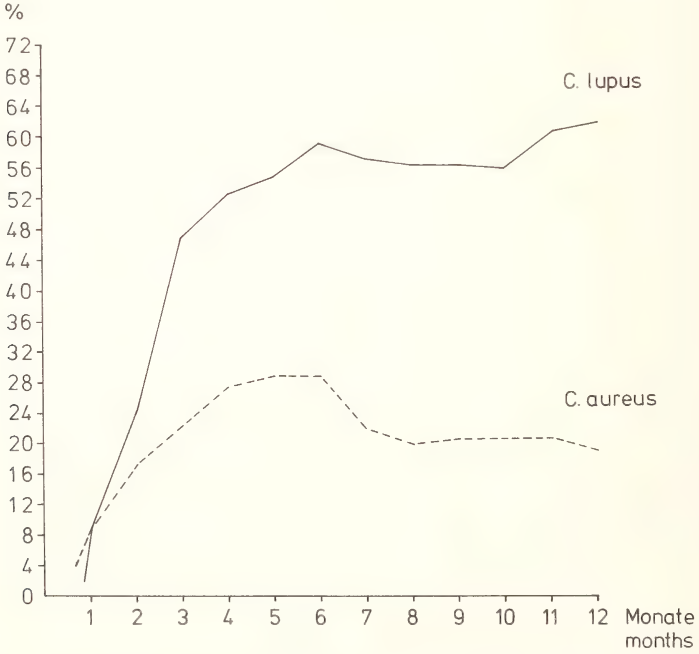


Fig. 15: Frequency of play in 16 wolves and 12 golden jackals during the first year of life as a percentage of all dyadic interactions observed.

Zusammenfassung

Die Ontogenese von Sozialspielen einerseits und agonistischem Verhalten andererseits wurde bei 16 Wölfen (3 Gruppen), 20 Pudeln (3 Gruppen) und 12 Goldschakalen (2 Gruppen) über den Zeitraum des ersten Lebensjahres vergleichend untersucht. Entsprechende Beobachtungen an einer gemischten Pudel-Wolf-Gruppe (7 Pudel/6 Wölfe) werden vorgestellt.

Artliche bzw. domestikationsbedingte Unterschiede im Sozialspiel (Entwicklung, Erweiterung und „Verfeinerung" von Spielsequenzen; Art der Spielformen, in denen diese Sequenzen auftreten; relative Häufigkeit einzelner Spielformen im Verlauf der ersten 12 Lebensmonate) korrespondieren im Gruppenvergleich unter weitgehend identisch gehaltenen Umweltbedingungen mit stammesgeschichtlichen bzw. domestikationsbedingten Verschiedenheiten im optischen und akustischen Ausdrucksverhalten, in der Kommunikation und im Sozialgefüge, weshalb Sozialspiele als spezifisches Gruppen- und Kommunikationsverhalten in statu nascendi definiert werden. So entwicklen allein die Wölfe mit ihrer differenzierten Mimik „mimische Kommunikationsspiele", die durch spielerisch „übertriebene" Kommunikation fast ausschließlich im mimischen Bereich gekennzeichnet sind, während die lautäußerungsfreudigen Pudel kaum optische Signale ins Spiel integrieren, vielmehr „akustische Kommunikationsspiele", die relativ stereotyp ablaufen, zeigen. Goldschakale spielen erst dann aggressionsfrei miteinander, wenn sich innerhalb der Gruppen gewisse Kleinsozietäten gebildet und räumlich abgesondert haben. Ihr Spiel ist relativ seltener als unter gleichaltrigen Wölfen zu beobachten, Solitärspiele dominieren, und die Sozialspiele sind relativ einfacher.

Qualitative und quantitative Unterschiede in der Ontogenese des agonistischen Verhaltens entsprechen diesen angeführten Verschiedenheiten in den Sozialspielen und werden ebenso in ihrer spezifischen Bedeutung für die Entstehung von Rangbeziehungen bzw. von artspezifischen Sozialstrukturen diskutiert.

References

Althaus, Th. (1978): Die Ontogenese von Verhaltensweisen bei Haus- und Wildhunden. — KTBL-Schrift 240: 116—127.

Bateson, G. (1955): A theory of play and fantasy. — Psychiat. Res. Rep. A. 2: 39—51.

Bekoff, M. (1972): The development of social integration, play and metacommunication in mammals: Ethological perspectives. — Rev. Biol. 47: 412—434.

Bekoff, M. (1974a): Social play and play-soliciting by infant canids. — Am. Zool. 14: 323—340.

Bekoff, M. (1974b): Social play in coyotes, wolves and dogs. — Biol. Science 24: 225—230.

Bekoff, M. (1978): Behavioral development in coyotes and eastern coyotes. In: Coyotes. Biology, Behavior, and Management (M. Bekoff, ed.), pp. 97—124. — Academic Press, New York, San Francisco, London.

Bekoff, M. (1987): Behavioral development in terrestrial carnivores. In: Carnivore Behavior, ecology and evolution (J. Gittleman, ed.), pp. 1—68. — Cornell University Press, Ithaca, New York.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1967): Neural mechanisms and social patterns. In: Aggression and Defense. (C. D. Clemente and D. B. Lindsley, eds.), pp. 57—94. — Univ. of California Press. Los Angeles.

Feddersen, D. (1978): Ausdrucksverhalten und soziale Organisation bei Goldschakalen, Zwergpudeln und deren Gefangenschaftsbastarden. — Ph. D. Dissert., Tierärztliche Hochschule, Hannover.

Feddersen-Petersen, D. (1986): Observations on social play in some species of canidae. — Zool. Anz. 217: 130—144.

Feddersen-Petersen, D. (1988): Bemerkungen zum Spielverhalten einiger Caniden. — Wiss. Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, R. Math./Nat. wiss. 37: 245—254.

Feddersen-Petersen, D. (1989): Das Ausdrucksverhalten des Hundes als Hilfe bei der klinischen Diagnostik. — KTBL-Schrift 336. Aktuelle Arbeiten zur artgemäßen Tierhaltung 1988: 184—201.

Feddersen-Petersen, D., & U. Hoffmeister (1990): Untersuchungen zur Verhaltensentwicklung zweier Retriever-Rassen. — Report-Dossier.

Hassenstein, B. (1980): Instinkt, Lernen, Spielen, Einsicht. — Piper, München.
Hassenstein, B. (1987): Verhaltensbiologie des Kindes. — Piper, München.
Hill, H. L., & M. Bekoff (1977): The variability of some motor components of social play and agonistic behaviour in infant Eastern coyotes, *Canis latrans* var. — Anim. Behav. 25: 907—909.
Hinde, R. A., & J. G. Stevenson (1969): Sequences of behavior. — Adv./Study Behav. 2: 267—296.
Hinde, R. A. (1971): Development of social behavior. In: Behavior of nonhuman primates, Bd. 3 (A. M. Schrier and F. Stollnitz eds.), pp. 1—68. — Academic Press, New York.
Loizos, C. (1966): Play in mammals. — Symp. zool. Soc. Lond. 18: 1—9.
Mech, D. (1970): The wolf. — Natural History Press. Doubleday & Co., New York.
Schenkel, R. (1947): Ausdrucksstudien an Wölfen. — Behaviour, 1: 81—129.
Schenkel, R. (1967): Submission: Its features and functions in the wolf and dog. — Am. Zool. 7: 1—27.
Starck, D. (1962): Der heutige Stand des Fetalisationsproblems. — Z. Tierzüchtg. Züchtungsbiol. 77: 1—27.
Tembrock, G. (1958): Spielverhalten beim Rotfuchs. — Zool. Beitr. 3: 423—496.
Tembrock, G. (1982): Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere. Bd. 1. — Gustav Fischer, Stuttgart.
Willkomm, S. (1990): Quantitative analysis of the ontogeny of play behaviour in canid hybrids. — Ethology 86: 287—302.
Wilson, E. O. (1975): Sociobiology. The new synthesis. — Harvard University Press, Cambridge, Mass.
Zimen, E. (1971): Wölfe und Königspudel. — Piper, München.
Zimen, E. (1990): Der Wolf. Verhalten, Ökologie und Mythos. — Knesebeck & Schuler, München.

Dr. Dorit Feddersen-Petersen, Institut für Haustierkunde, Christian-Albrechts-Universität, Olshausenstr. 40, 2300 Kiel 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 2	S. 115—123	Bonn, Juni 1991

Notes on the morphology, ecology and geographic origin of the Cyprus Long-eared hedgehog (*Hemiechinus auritus dorotheae*)

Peter Boye

Abstract. Morphological and ecological data on the Long-eared hedgehog in Cyprus are given based on new material and observations. White ear tips are frequent and variability of dental characters is high, probably due to island effects. Illustrations of the skull and penis of the endemic subspecies are given. The hedgehog occurs within the Mediterranean climatic zone with an upper limit at 900 m above sea level. Its main habitats are villages and cultivations. Remains of *Hemiechinus* lack in the fossil record; the species was probably brought to Cyprus from the Levant coast by man in historical times.

Key words: Mammalia, Insectivora, Erinaceidae, *Hemiechinus auritus*, Cyprus, morphology, ecology.

Introduction

Geographically, Cyprus is a part of the Middle East but politically and economically it has been bound up with Europe and Turkey for hundreds of years. However, faunal research was neglected and only two revisions of the recent mammals were published so far (Bate 1903, Spitzenberger 1978, 1979). Since 1987 the author has been trying to complete the list of Cyprus mammals and collect more information about taxonomy, biology and ecology (Boye 1990, Boye et al. 1990). In this paper new data on the Cyprus Long-eared hedgehog are presented.

The easternmost Mediterranean island Cyprus has four main natural regions: the Kyrenia hills along the north coast, the Troodos mountains covering most of the south western island raising up to 1951 m above sea level, the Mesaoria plain between these two elevations and finally lowlands along the southern coasts. Cultivation started during early men's history but today landuse is intensified. On the northern slopes of the Kyrenia hills and the western slopes of Troodos forestry is done. On hills and plains grapes, olives, citrus or vegetables are grown and sheep or goats are grazed. Towns are growing fast especially near the coast where new touristic buildings are established every year. Agriculture and urbanization exploited most water resources.

Material and Methods

Since 1987, the author went on six research trips to Cyprus during the months of spring and winter. Observations of living hedgehogs were recorded as well as carcasses on the roads. 11 specimens of the latter were collected (Collection numbers PB). Further material was kindly provided by Prof. J. Niethammer, Bonn (Collection numbers JN) who stayed in Cyprus in spring 1974. In total 10 skins and 23 complete or fragmented skulls were studied.

Locations of material's origin (m = male, f = female): Famagusta district: Famagusta 22. III.—2. IV. 1974: 5 m, 2 f, 4 sex? (JN 4776—82, 4817—19, 4897), Trikomo 20. III. 1974: 1 m (JN 4775), Cape Greco 22. III. 1987: 1 m (PB 218); Paphos district: Coral Bay 13. IV. 1988: 1 sex? (PB Zy16), Prodhromi 16. IV. 1988: 1 m (PB 349), Mandria 18. IV. 1988: 2 f (PB 350—51), 2. XII. 1990: 1 f (PB 532), Konia 16. V. 1988: 1 sex? (PB 373), Trimithousa 17./20. V. 1988: 1 m, 1 f (PB 374, 376), 3. VI. 1988: 1 m (PB 382), Kissonerga 17. XII. 1989: 1 sex? (PB 478). PB Zy16 (skull fragments) and PB 350 (skin and skull) are deposited in the Alexander Koenig Zoological Research Institute and Museum, Bonn.

Most measurements were taken with a dial calliper to the nearest 0,05 mm. Body data except hind foot length were taken from the labels. Length and breadth of molars were measured with optical aid to the nearest 0,02 mm. Teeth nomenclature and measurements follow Niethammer (1973) and Niethammer & Krapp (1990).

Results

1. Morphology

The coloration of Cyprus Long-eared hedgehogs was accurately described by Spitzenberger (1978): Ventral white, sometimes buffy or greyish, head light brown becoming grey towards the snout and feet, tail and ears dusky. However, most specimens do not have entirely dark ears, the ear tips being more or less unpigmented. Only three animals out of 12 examined had totally dark ears. The spines have a brown basis, a white and a brown band and a white apical part. Just the very tips of the spines are dark again.

Measurements of body and skull are given in Table 1.

Characteristic for Cyprus *Hemiechinus* are its large teeth compared to the size of the skull. P^4 often has reduced bone cover on its buccal roots (Fig. 1, Tab. 2) which occurred on an upper and a lower canine as well. The size of M^1 is very large and induced Spitzenberger (1978) to compare the relation of its breadth to condylobasal length in different *Hemiechinus auritus* populations. Although measurements may

Table 1: Measurements of *Hemiechinus auritus dorotheae*.
Abbreviations: HBL = head and body length, TL = tail length, HF = hind foot, CBL = condylobasal length, Zyg = zygomatic breadth, IOB = interorbital breadth, Mand = mandible length, T^{sup} = length of upper tooth row, T_{inf} = length of lower tooth row, M^1B = breadth of M^1, M^1L = length of M^1, M_1B = breadth of M_1.

	$\bar{x}$	min	max	s	n
HBL	157,5	140	182	13,19	11
TL	17,5	12	24	3,89	12
HF	31,50	30	33	1,01	12
Ear	36,15	33	40,7	2,28	12
CBL	45,55	43,83	47,05	1,17	8
Zyg	26,13	22,8	27,25	1,45	8
IOB	12,51	11,2	13,20	0,74	9
Mand	32,75	30,10	34,35	1,05	20
T^{sup}	22,60	21,20	23,70	0,69	18
T_{inf}	18,11	16,95	19,25	0,59	20
M^1B	4,87	4,49	5,19	0,15	23
M^1L	4,63	4,34	4,97	0,17	23
M_1B	5,54	5,27	5,98	0,19	23

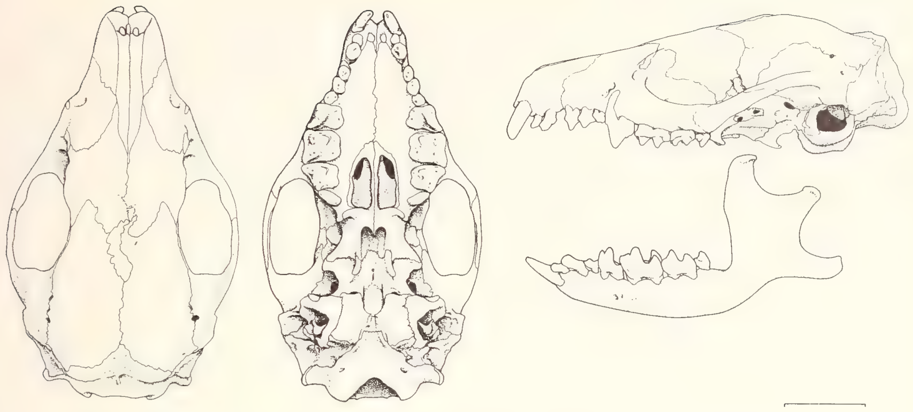


Fig. 1: Skull of *Hemiechinus auritus dorotheae* (PB 351). Scale = 10 mm.

be taken slightly differently the new series supports Spitzenberger's result. Cyprus Long-eared hedgehogs have bigger skulls and broader molars than specimens from Israel, Syria, Iraq or Egypt (*Hemiechinus auritus aegyptius*). Cyprus measurements are comparable to specimens from Kasachstan which belong to *Hemiechinus auritus auritus.*

Variations in dentition occur frequently in Cyprus Long-eared hedgehogs (Tab. 2). The normally two roots of I^3 may be fused to a single root. In two specimens C^1 and P^2 have such a close contact that they share one alveole. P^3 normally has three roots and a small protoconus. Both elements are reduced to a certain extent in several specimens up to a two-rooted P^3. In one specimen P^3 is even missing. Only four specimens out of 22 show the normal type of all characters treated in Tab. 2.

Tooth wear may be taken as an indicator of age although there is a great variation depending on the preferred food consistence and the habitat of the individuals. In Tab. 3 I have grouped the observed tooth wear stages in an annual sequence. My interpretation is that none of the examined animals was older than three years.

Two specimens of an estimated age of nearly one year showed black tooth film (PB 374, JN 4775) and another specimen of about two years age showed a pathogene bone reduction at the nose, the roots of the left P^4 and the lower incisors (JN 4779).

Another characteristic for the Cyprus population is the extension of the frontalia backwards between the parietalia (Fig. 1). This is mostly asymmetric and sometimes followed by a porous bone structure in this area.

The penis of one male (PB 382) was examined (Fig. 2). The rows of spines on the glans were doubled on one side and formed a cluster on the other. Normally *Hemiechinus* has two rows of spines on the glans penis (Corbet 1988).

2. Ecology

The Long-eared hedgehog is very common in cultivated areas in Cyprus. Habitats are mainly in areas where grapes, citrus, carob or vegetables are grown. Villages and even built-up areas are colonized as well as phrygana and maccia. No hedgehog was

Table 2: Occurrence of dental modifications in *Hemiechinus auritus dorotheae*. n = number of studied animals. [Correction added in proof: read lingual instead of labial]. I^3: A = two roots (normal type), B = one root; $C+P^2$: C = separated (normal form), D = allied, sharing one alveole; P^3: E = three roots and a protoconus (normal type), F = three roots without protoconus, G = three roots without protoconus and lingual root very small, H = two roots, I = P^3 missing; P^4: K = roots buccal entirely covered by bone (normal type), L = frontal root distal half free, M = frontal root totally free, N = both roots totally free, O = caudal root totally free, P = frontal root proximal half free, Q = both roots proximal half free.

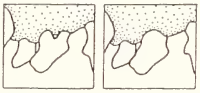
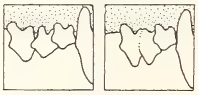
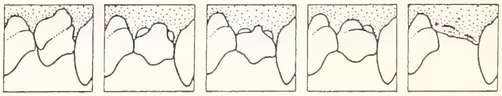
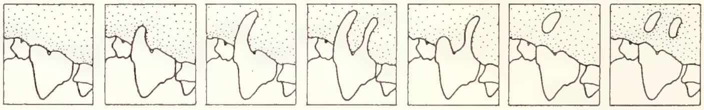
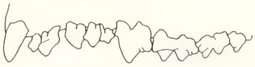
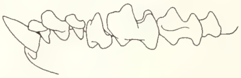
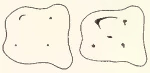
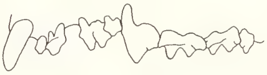
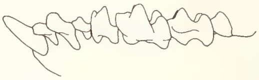
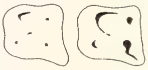
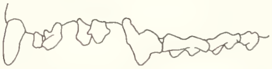
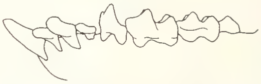
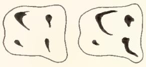
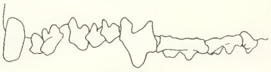
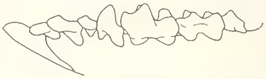
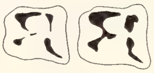
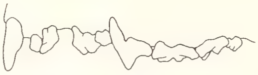
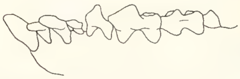
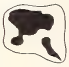
I^3 (buccal view) n = 22		A: 77 % B: 23 %
$C+P^2$ (buccal view) n = 22		C: 93 % D: 7 %
P^3 (labial view) n = 21		E: 62 % F: 14 % G: 5 % H: 14 % I: 5 %
P^4 (buccal view) n = 22		K: 30 % L: 39 % M: 14 % N: 2 % O: 4 % P: 7 % Q: 4 %

Table 3: Tooth wear as a possible indicator of age.

age	month	upper toothrow	lower toothrow	M^1 wear variation
1st year	December			
	March/April			
	May/June			
2nd year	March/April			
3rd year	May			

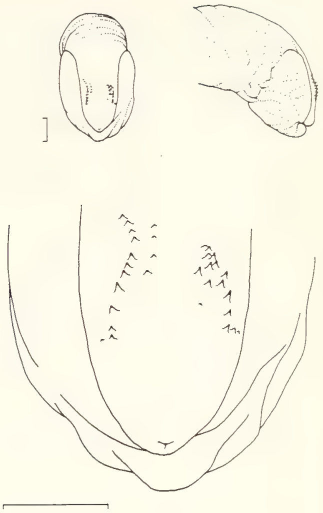


Fig. 2: Penis of a Cyprus Long-eared hedgehog (PB 382). Scale = 2 mm.

recorded in pine forests and only very few in the Mesaoria plain which is a dry area of intensive corn growing.

Distribution in Cyprus was recorded by specimens killed on the road (Fig. 3). This was started by Spitzenberger (1978) who maintained a restriction to coastal lowlands. In fact the hedgehog is distributed up to about 900 m above sea level (e. g. Sykopetra, Limassol district) but it is quite rare at these hights. The seeming concentration of records in the western area indicated by Fig. 3 just reflects the author's main observation area in the Paphos district.

During the day hedgehogs hide in stone walls, under trees or bushes or under rubbish. A burrow was never found but it seems likely that Cyprus *Hemiechinus* dig burrows the same way as they do in Israel (Schoenfeld & Yom-Tov 1985). In the evening they appear after dusk. Although preferring darkness hedgehogs in villages do not hesitate to cross an illuminated open field. A specimen kept in captivity for three days just froze for some minutes when light was switched on.

As food they take mainly insects which they find by a rapid stop-and-go walk while listening for prey. When stopping their ears move like those of a bat to find the origin of a sound. When the position of an insect or snail is located the hedgehog finds it by sniffing. Besides invertebrates small vertebrates like lizards and young mice are taken as well as fruits and remains of human food.

As we were in Cyprus neither in summer nor in autumn there is only little information about the annual life history. Until May none of the dissected females showed any sign of pregnancy. Bate (1903) reports on three young ones which she got in June 1902. This would correspond to the situation in Israel where Schoenfeld & Yom-Tov (1985) noticed parturition in June. Both specimens collected in December were subadults which had just changed their incisors. In *Erinaceus* these teeth also change as the last ones together with the first upper premolars (Holz & Niethammer 1990). One specimen (JN 4817) collected in March 1974 near Famagusta being in full dental change was probably born in late autumn.

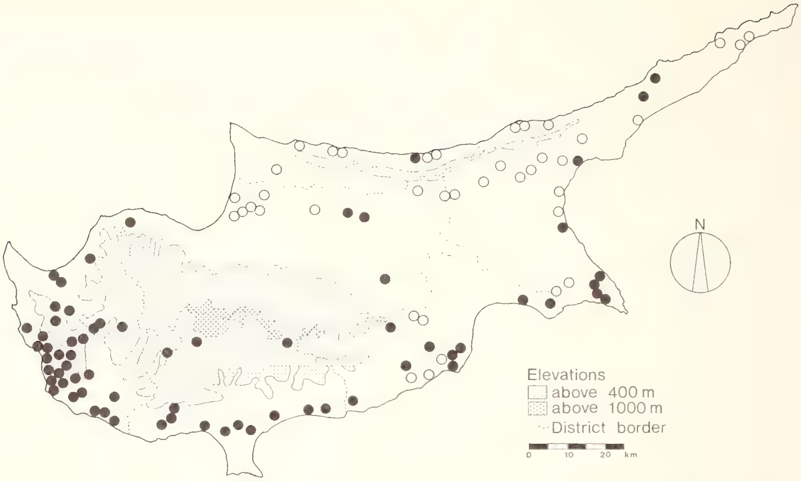


Fig. 3: Distribution of the Long-eared hedgehog in Cyprus after records of roadkills. Open symbols = records 1972—74 from Spitzenberger (1978), points = records by the author 1987—90.

During winter Cyprus hedgehogs are inactive most days. If one takes the number of road kills there is a significant pattern in time. In December only single specimens were recorded, all near the coast where temperatures of 20 °C occurred during the day. From the second half of March on hedgehog activity raises and in April or May one may find a killed hedgehog each day every third mile along the main roads. Abundance is always higher in coastal areas than in the hills.

As parasites only ticks were recorded but not yet determined.

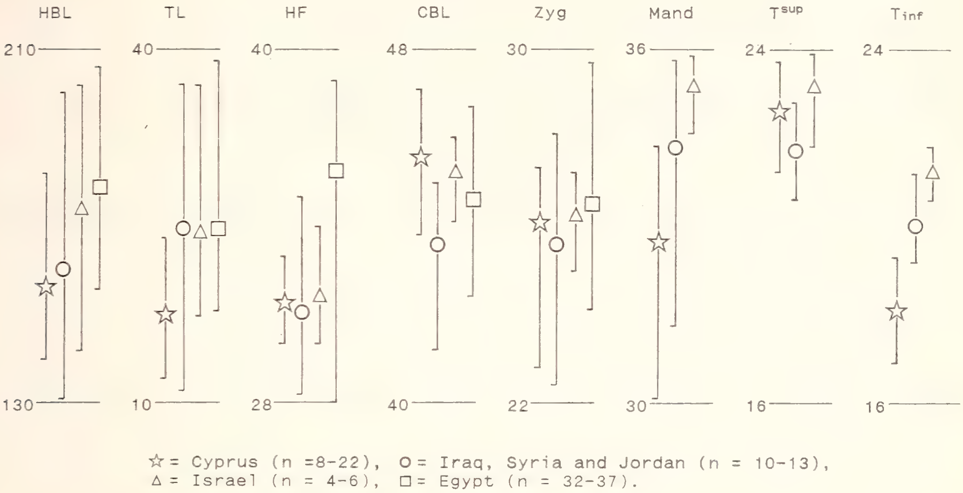
Some Cyprus farmers take the hedgehog as a pest because it is said to eat grapes which sometimes hang down to the ground. Locally the author was told that village people eat hedgehogs, however, this might be a custom of former times.

Discussion

The Cyprus Long-eared hedgehog is well characterized by its white ventral coat, relatively small body size and a big skull compared to neighbouring populations in Syria, Israel and Egypt (Tab. 4). The molars are broad and sometimes look as if they were a little too big for the skull. This impression is especially given by the P^4 when its roots are partly uncovered by bone. The analysis of new material in this respect supports Spitzenberger's (1978) description of an endemic subspecies in Cyprus. *Hemiechinus auritus dorotheae* is of course closely related to *H. e. aegyptius* distributed from Libya through Arabia to the Caucasus and southern USSR, having also a white belly and a condylobasal length of maximum 46 mm (Niethammer 1969).

In Cyprus *Hemiechinus auritus* is the only hedgehog species whereas in Israel two more species occur: *Erinaceus concolor* and *Paraechinus aethiopicus.* Interspecific competition leads to vicariance following climatic and pedological factors in that region. *Erinaceus* lives in the Mediterranean zone, *Paraechinus* occurs in the arid

Table 4: Mean value (symbols) and range of measurements of *Hemiechinus auritus* in the Middle East. Data from Iraq, Syria, Jordan and Israel after Harrison (1964) (excl. no. BM 51.721), data from Egypt (east of River Nile) after Osborn & Helmy (1980). Abbreviations as in Tab. 1.



zones of the Negev and Judean deserts and the lower Jordan Valley while *Hemiechinus* is restricted to sandy or light soils (Yom-Tov 1988). Lacking competing species the Long-eared hedgehog is able to colonize habitats in the Mediterranean climate otherwise occupied by *Erinaceus* or *Paraechinus*. So in Cyprus it is found in various habitats from cultivated river beds in the western island to dry and rocky areas near Cape Greco in the south east of Cyprus. The altitude limit is about the highest occurrance of olive trees (*Olea europaea* L.) in 1000 m above sea level. The distribution of live olive trees characterizes the Mediterranean climate.

Anomalies of the teeth and other skull deviations are well documented and not unusual in hedgehogs (Ruprecht 1965, Poduschka & Poduschka 1986). However, high percentage of dental variation as well as general enlargement of teeth and frequent albinism at the ear tips indicate island effects caused by a small gene pool and gene drift. This leads to the question, how and when did Long-eared hedgehogs reach Cyprus?

In Cyprus no hedgehog remains have been excavated from Pleistocene and prehistoric sites (e. g. Boekschoten & Sondaar 1972, Davis 1987, Held 1989, Schwartz 1973). Oberhummer (1903) who reviewed all ancient authorities available to him about natural history of Cyprus quoted only Unger & Kotschy (1865) mentioning a hedgehog. This may be taken as hints to an arrival of the Long-eared hedgehog in Cyprus within historic times or even recently. Up to now a natural immigration to Cyprus is definitely proved only for Pleistocene elephants and hippopotamus (Swiny 1988) and bats.

As *Hemiechinus* does not occur in southern Turkey it is supposed that people took the Long-eared hedgehog from the Syrian or Palestine coast to Cyprus. This would find a parallel in the Cyprus Lesser white-toothed shrew *Crocidura suaveolens cypria* which has a small genetic distance to the *Crocidura suaveolens* population in Israel (Catzeflis et al. 1985) and probably was shipped across the 102 km distance from the Syrian coast to Cyprus. Pleistocene records of Cyprus shrews (Boekschoten & Sondaar 1972) turned out as a mistake (Reumer & Oberli 1988).

Acknowledgements

Work in Cyprus was kindly sponsored by my father Dr. Ralph Boye. Study material was provided by Prof. Dr. Jochen Niethammer and Kirsten Osenegg.

Zusammenfassung

Aufgrund neuer Beobachtungen und Aufsammlungen werden Daten zur Morphologie und Ökologie des Ohrenigels auf Zypern zusammengefaßt. Die endemische Unterart *Hemiechinus auritus dorotheae* wurde von Spitzenberger (1978) zutreffend durch folgende Merkmale charakterisiert: Weiße Bauchfärbung, kleine Körpermaße, relativ großer Schädel mit sehr breiten Molaren. Hinzu kommen häufig fehlende Pigmentierung der Ohrspitzen und eine hohe Variabilität von Zahnmerkmalen, was als Inseleffekt gewertet wird. Bevorzugter Lebensraum ist Kulturland, die Höhenverbreitung reicht etwa bis zur Ölbaumgrenze (900 m ü. NN.). Wahrscheinlich wurde *Hemiechinus* erst in historischer Zeit durch den Menschen von der benachbarten Levanteküste nach Zypern gebracht.

References

Bate, D. M. A. (1903): The Mammals of Cyprus. — Proc. zool. Soc. London 2: 341—348.

Boekschoten, G. J. & P. Y. Sondaar (1972): On the fossil Mammalia of Cyprus. — Proc. K. ned. Akad. Wet. B 75 (4): 306—338.

Boye, P. (1990): Der Einfluß des Menschen auf die Säugetierfauna der Insel Zypern. In: Schmidt, C. & R. Schröpfer (eds.): Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde, 64. Hauptversammlung in Osnabrück 23. bis 27. September 1990. — Z. Säugetierk., Sonderheft: 6—7.

Boye, P., B. Pott-Dörfer, K. Dörfer & A. Demetropoulos (1990): New records of bats (Chiroptera) from Cyprus and notes on their biology. — Myotis 28: 93—100.

Catzeflis, F., T. Maddalena, S. Hellwing & P. Vogel (1985): Unexpected findings on the taxonomic status of East Mediterranean *Crocidura russula* auct. (Mammalia, Insectivora). — Z. Säugetierk. 50: 185—201.

Corbet, G. B. (1988): The family Erinaceidae: a synthesis of its taxonomy, phylogeny, ecology and zoogeography. — Mammal Rev. 18: 117—172.

Davis, S. J. (1987): The archaeology of animals. — B. T. Batsford Ltd., London. 224 pp.

Harrison, D. L. (1964): The mammals of Arabia I. Insectivora, Chiroptera, Primates. — E. Benn Ldt., London. 192 pp.

Held, S. O. (1989): Colonization cycles on Cyprus 1: The biogeographic and paleontological foundations of early prehistoric settlement. — Rep. Dep. Antiquities Cyprus 1989: 7—28.

Holz, H. & J. Niethammer (1990): *Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758 — Braunbrustigel, Westigel. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/1 Insektenfresser — Insectivora, Herrentiere — Primates: 26— 49. — Aula Verlag, Wiesbaden.

Niethammer, J. (1969): Zur Taxonomie der Ohrenigel in Afghanistan (Gattung *Hemiechinus*). — Z. Säugetierk. 34: 257—274.

Niethammer, J. (1973): Zur Kenntnis der Igel (Erinaceidae) Afghanistans. — Z. Säugetierk. 38: 271—276.

Niethammer, J. & F. Krapp (1990): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/1 Insektenfresser — Insectivora, Herrentiere — Primates. — Aula Verlag, Wiesbaden. 524 pp.

Oberhummer, E. (1903): Die Insel Cypern, eine Landeskunde auf historischer Grundlage. — Theodor Ackermann, München. 488 pp.

Osborn, D. J. & I. Helmy (1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). — Fieldiana Zool. N. S. 5: i-xix, 1—579.

Poduschka, W. & C. Poduschka (1986): Zahnstein, Zahnfleischerkrankungen und Zahnanomalien bei Erinaceinen (Mammalia: Insectivora). — Z. angew. Zool. 73: 231—243.

Reumer, J. W. F. & U. Oberli (1988): Shrews (Mammalia: Soricidae) from a Bronze Age deposit in Cyprus, with the description of a new subspecies. — Bonn. zool. Beitr. 39: 305—314.

Ruprecht, A. (1965): Anomalies of the teeth and asymmetry of the skull in *Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758. — Acta theriol. 10 (17): 234—236.

Schwartz, J. H. (1973): The palaeozoology of Cyprus: a preliminary report on recently analyzed sites. — World Archaeology 5 (2): 215—220.

Schoenfeld, M. & Y. Yom-Tov (1985): The biology of two species of hedgehogs, *Erinaceus europaeus concolor* and *Hemiechinus auritus aegyptius*, in Israel. — Mammalia 49: 339—355.

Spitzenberger, F. (1978): Die Säugetierfauna Zyperns Teil I: Insectivora und Rodentia. — Annln naturh. Mus. Wien 81: 401—441.

Spitzenberger, F. (1979): Die Säugetierfauna Zyperns Teil II: Chiroptera, Lagomorpha, Carnivora und Artiodactyla. — Annln naturh. Mus. Wien 82: 439—465.

Swiny, S. (1988): The Pleistocene fauna of Cyprus and recent discoveries on the Akrotiri peninsula. — Rep. Dep. Antiquities Cyprus 1988: 1—14.

Unger, F. & T. Kotschy (1865): Die Insel Cypern ihrer physischen und organischen Natur nach mit Rücksicht auf ihre frühere Geschichte. — W. Braunmüller, Wien. 598 pp.

Yom-Tov, Y. (1988): The zoogeography of birds and mammals of Israel. — In: Yom-Tov, Y. & E. Tchernov (eds.): The zoogeography of Israel, 389—410. W. Junk Publ., Dordrecht.

Peter Boye, Baumschulallee 32, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 2	S. 124	Bonn, Juni 1991

Buchbesprechungen

Niemitz, C., Hrsg. (1991): *Das Regenwaldbuch.* (Mit einem Geleitwort von Willi Brandt). 223 S., 19 Abb., 8 Tab. Parey, Berlin & Hamburg.

Der Raubbau, der in der zweiten Hälfte dises Jahrhunderts zur Zerstörung weiter Teile des tropischen Regenwaldes geführt hat, ist heute eines der gravierendsten Umweltprobleme, dessen globale Tragweite vielfach noch gar nicht abgesehen werden kann. Schon lange wird durch Publikationen und andere Medien eindringlich gewarnt, denn ein Handeln wird dringend; dennoch werden ökonomische Interessen meist rücksichtslos weiterverfolgt. In diesem Buch machen sechzehn Fachleute der verschiedensten Fachbereiche einen weiteren Versuch, eine breite Leserschicht auf die Problematik anzusprechen und wachzurütteln. In ihren in sich abgeschlossenen Beiträgen, die Ökologie, traditionelle Nutzungsformen und Ethnologie der Ureinwohner, moderne Nutzungsformen und Raubbau, Bevölkerungspolitik, Ursachen der Abholzung, Ökonomie, Energiepolitik, internationale Finanzpolitik und Schutzmöglichkeiten für den Regenwald und seine Bewohner behandeln und die auch kontroverse Standpunkte vertreten, wird die Komplexität der Problematik des Regenwaldschutzes deutlich. Auch werden verschiedene Lösungsmöglichkeiten vorgeschlagen, die allerdings im Hinblick auf ihre Durchführbarkeit nicht unkritisch betrachtet werden sollten. Im Anschluß an das letzte Kapitel folgt eine mehrseitige Adressenliste von Naturschutzverbänden, Forschungseinrichtungen und Institutionen sowie eine Bibliographie.

Das Buch ist für ein breites Publikum geschrieben und somit in gut verständlicher Sprache gehalten. Es bietet für jeden, der sich mit tropischen Regenwäldern befassen möchte, einen exzellenten Einstieg, der das gesamte Spektrum der Problematik umreißt. Darüberhinaus ist es eine Fundgrube für ökonomische Argumente und zeigt, wie eng Natur, natürliche Kreisläufe und alle Lebensbereiche unserer modernen Kultur miteinander verwoben und voneinander abhängig sind. Schon allein deshalb ist es ein sehr empfehlenswertes Buch.

Leider sind die Abbildungen von sehr schlechter Qualität, die Karten in Abb. 1—4 daher praktisch wertlos. Die Druckqualität wird in keiner Weise den Mühen der Autoren gerecht. Mehr Sogfalt auf der Seite des Verlages wäre wünschenswert gewesen.

Sabine von Groll

Storch, V. & U. Welsch (1991): *Systematische Zoologie*, 4. Aufl. 731 S., 442 Abb. Fischer, Stuttgart & New York.

Mit dieser Auflage liegt eine Neubearbeitung des zum Standardwerk gewordenen systematischen Lehrbuches vor. Unter Beibehaltung des Grundkonzeptes der vorherigen Auflagen wird das Werk dem erheblichen Kenntnisforschritt der 80er Jahre gerecht, der z. B. zur Entdeckung und Bearbeitung neuer Tiergruppen geführt hat. Diese Einführung in die Systematik des Tierreiches wendet sich an fortgeschrittene Studierende, die mit zoologischen Grundkenntnissen und Fachbegriffen bereits vertraut sind, und eignet sich ebensogut als Nachschlagewerk. Einem neu hinzugekommenen Einführungskapitel folgt der Hauptteil mit einer genaueren Beschreibung der übergeordneten Taxa (Stämme, Klassen) und einem stichwortartig werdenden Überblick über die wichtigen Merkmale der niederen Taxa sowie einer Fülle von Beispielen für die verschiedenen Tierformen. Die zahlreichen hervorragenden Abbildungen wurden teilweise verändert und durch etwa 50 neue ergänzt. Ebenfalls hinzugekommen sind Tafeln, die spezielle Lebensräume mit typischen, sie bewohnenden Tieren darstellen. Auf diese Weise wird der für Studierende oft trockene Stoff anschaulich in Bezug zur natürlichen Umwelt gebracht; die Autoren wollen damit „verstärkt auf den ökologischen Aspekt der systematischen Zoologie" hinweisen. Auch kritische Anmerkungen und Diskussionen über die oft unterschiedlichen Auffassungen der verschiedenen Autoren auf dem Gebiet der Systematik fehlen nicht. Wie in den vorherigen Auflagen vervollständigt ein umfangreiches, nach Themenbereichen bzw. Taxa gegliedertes Literaturverzeichnis das Werk.

Sabine von Groll

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 2	S. 125—135	Bonn, Juni 1991

Notes on the distribution of small mammals (Insectivora, Rodentia) in Epeirus, Greece

Theodora S. Sofianidou & Vladimír Vohralík

Abstract. The material of 107 specimens of small mammals was collected in 19 localities of Epeirus in the years 1985—1989. Additional faunistic records were obtained by field observations. Together, information on the distribution of 14 species were obtained. From these Miller's water shrew (*Neomys anomalus*) is reported first time from this region. Some questions concerning the distribution and habitats of individual species are discussed.

Key words. Mammalia, Insectivora, Rodentia, distribution, taxonomy, Epeirus, Greece.

Introduction

The mammal fauna of the west coast of the Balkan peninsula, south of Neretva river, belongs to the most interesting of Europe. The reason for this is above all an unusually high occurrence of endemism which is typical for this area.

So far, only the northernmost part of this area, i. e., Monte Negro, Jugoslavia has been investigated satisfactorily (Petrov 1979). From the rest of this area data are either almost completely absent (Albania) or they are very incomplete (Greece). Therefore, the present paper is intended to contribute to the knowledge of small mammals of Epeirus, a region which is situated in the north-west part of Greece, in the close proximity of Albania.

The first data on small of this region were published by Miller (1912) who had at his disposal a small series of mammals from the island Korfu. Later, the mammal fauna of this island was investigated in more detail by Niethammer (1962) so that nowadays Korfu represents the most thoroughly investigated part of Epeirus.

However, from the Epeirus mainland only rather fragmentary data are available. Some information is contained in the paper by Hatzisarantos et al. (1962) which, however, suffered from an evidently incorrect determination of some systematically more difficult groups (e. g., genera *Talpa*, *Pitymys*). As late as papers by Ondrias (1965, 1966) and Niethammer (1974) contributed more to the knowledge of the mammal fauna of this region. Individual data on the occurrence of small mammals in Epeirus are also contained in papers by Peus (1964), Felten & Storch (1965), Giagia & Ondrias (1980), Winking et al. (1981), Niethammer (1986) and others.

The aim of the present paper is to contribute to the knowledge of the distribution of small mammals (Insectivora, Rodentia) of Epeirus on the basis of a material collected during several trips to the region during the years 1985, 1988 and 1989. These date were completed by occasional field observations made in the period 1984—1989.

Material and Methods

Small mammals were mostly caught in snap traps (size 15x6 and/or 10x5 cm), the bait used was a wick roasted in sunflower oil with flour. The voles *Pitymys thomasi* were obtained by digging out from their burrows.

The material is deposited in the collection of the Department of Systematic Zoology, Charles University, Prague.

Whenever body measurements are given, these were taken as follows: length of the tail — from the centre of the anal orifice to the tip of the tail, without terminal hairs (1 mm precision); length of the hind foot — without claws (0.1 mm precision).

Measurements on the mole skull were taken according to the method proposed by Petrov (1971): rostral breadth — the distance between the most lateral points of the maxillar bone in $M^1 - M^2$ region; greatest width of M^2 — taken perpendicularly to the skull axis; greatest diameter of M^1. All these measurements were taken using a vernier-caliper and a binocular magnifier, with the precision 0.1 resp. 0.05 mm (teeth measurements).

Table 1: Total survey of the material.

	Number of	
	specimens	localities
Talpa stankovici	1	1
Neomys anomalus	1	1
Crocidura suaveolens	24	6
Mus abbotti	9	3
Mus domesticus	7	4
Apodemus sylvaticus	13	6
Apodemus flavicollis	15	8
A. sylv./fl. (indet.)	2	(1)
Apodemus mystacinus	9	2
Rattus rattus	4	2
Pitymys thomasi	2	1
Microtus epiroticus	20	1
Total	107	—

List of localities (Fig. 1)

1. Loutra Isvorou (dwarf spa), distr. Ioannina, 1 August 1985 — deciduous forest about 0.5 km NE of the spa, altitude ca 1350 m.
2. Amarantos (village), distr. Ioannina, 3 August 1985 — bank of the stream in deciduous forest about 1.5 km W of the village, altitude 900 m.
3. Agia Varvara (village), distr. Ioannina, 4 August 1985 — banks of the stream in the deciduous forest at about 0.5 km N of the village, altitude 800 m.
4. Konitsa (town), distr. Ioannina, 29—30 July 1985 — rubble on rocky slopes along the river Aoos about 1 km S ot the town (*Apodemus mystacinus*) and thickets and small stone walls between fields about 1 km SW of the town (rest of the material), altitude 550 resp. 480 m.
5. Megalo Papiggo (village), distr. Ioannina, 25—26 September 1988 — rocks covered by sparse thickets in a valley about 1 km E of the village (*A. mystacinus*) and gardens in the village (*A. sylvaticus*), altitude ca 1000 m.
6. Aidonochori (village), distr. Ioannina, 28 September 1988 — thickets along fields on the left bank of the river Aoos about 2 km NW of the village, altitude 400 m.
7. Klidonia (village), distr. Ioannina, 27 September 1988 — a plane grove on the left bank of the river Voidomatis about 1 km SW of the village, altitude 420 m.

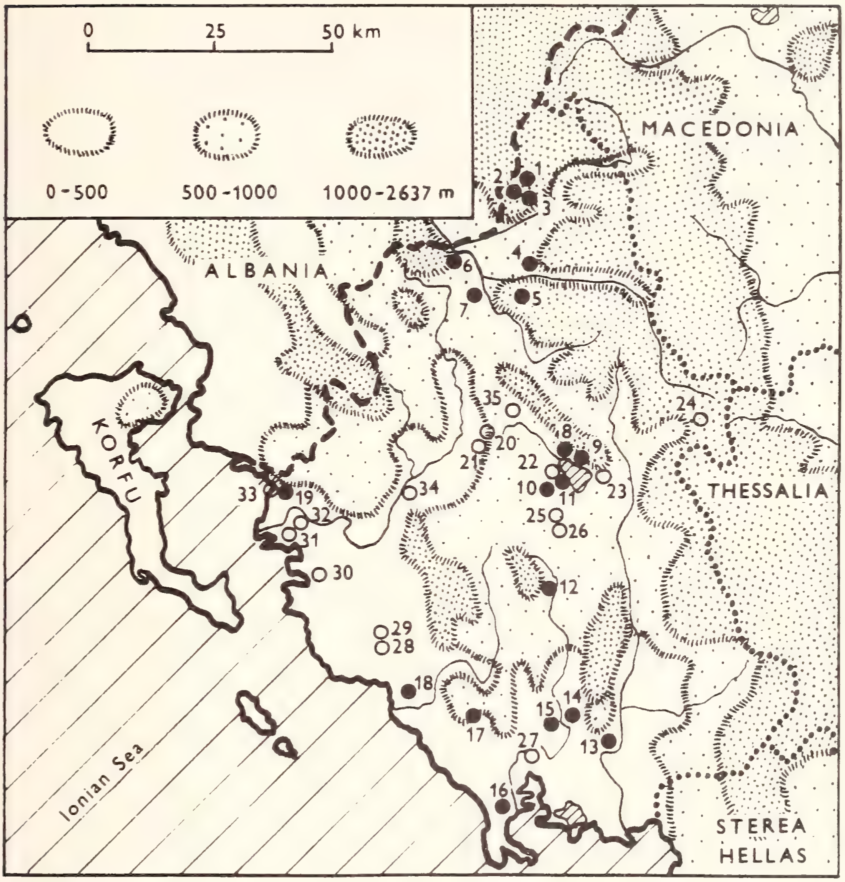

0
25
50 km
0 - 500
500 - 1000
1000 - 2637 m
MACEDONIA
ALBANIA
KORFU
THESSALIA
STEREA HELLAS
Ionian Sea
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35

Fig. 1: Map of Epeirus, Greece with the survey of the localities visited. Description of the localities from which material has been collected (full rings) — see List of localities. Localities of the field observations (open rings) are these: 20 — Klimatia, 21 — 2 km NW of Lefkothea, 22 — Ioannina, 23 — Longades, 24 — Metsovo, 25 — 3 km E of Episkopito, 26 — 2 km W of Avgo, 27 — 2 km N of Petra, 28 — 3 km S of Margariti, 29 — Kalodiki, 30 — Plataria, 31 — Nea Selefkia, 32 — Ragio, 33 — Sagiada, 34 — Vrosina, 35 — Karies.

8. Perama (village), distr. Ioannina, 21—25 July and 19—20 August 1985 — a neglected garden overgrown by dense herbaceous vegetation (predominantly nettle — *Urtica dioica* and bindweed — *Calystegia* sp.) in the village and reed stands along the lake shore on the outskirts of the village, altitude 480 m.
9. Amphithea (village), distr. Ioannina, 23 July 1985 — thickets along pastures on the outskirts of the village, altitude 480 m.
10. Kosmira (village), distr. Ioannina, 5 July 1989 — hedgerows along gardens about 2 km S of the village, altitude ca 800 m.
11. Anatoli (village), distr. Ioannina, 24 April 1989 — near a water canal with rich vegetation, altitude 480 m.
12. Vouliasta (village), distr. Ioannina, 18—19 July 1985 — lowland deciduous forest on the bank of the river Louros, about 0.5 km from the village, altitude ca 250 m.

13. Vlaherna (village), distr. Arta, 15—16 August 1985 — reeds and rushes along fields and orchards on the bank of the river Arachthos, about 0.5 km SW of the village, altitude 20 m.
14. Kampi (village), distr. Arta, 18 August 1985 — thickets and stands of Giant reed (*Arundo donax*) between fields on the bank of the river Louros, altitude 20 m.
15. Filippiada (town), distr. Preveza, 17—18 August 1985 — solitary farmsteads, thickets and stands of Giant reed on the outskirts of the town, altitude 20 m.
16. Michalitsi (village), distr. Preveza, 20 July 1985 — stands of Giant reed and thickets along the pastures and fields about 2 km W of the village, at sea level.
17. Kato Despotiko (village), distr. Preveza, 4 July 1989 — mown wheat fields (*Pitymys atticus*) and a plane grove along the stream (*A. flavicollis*) about 1 km W of the village, altitude ca 300 m.
18. Mesopotamo (village), distr. Preveza, 3 July 1989 — high herbaceous vegetation along a water canal on the east outskirts of the village, at sea level.
19. Asproklisi (village), distr. Thesprotia, 2 July 1989 — thickets along a lucerne field on the outkirts of the village, altitude 20 m.

Results

In the following survey the distribution and habitats of the individual species are evaluated. Number of specimens collected in the individual localities is given in the section "Material". Section "Observations" contains results of the field observations made by the first (T. S.) or by the second author (V. V.). They refer either to live or dead (mostly road casualities) specimens which have not been collected for various reasons. All these localities are given in the map (Fig. 1).

1. ***Erinaceus concolor*** Martin, 1838

Observations: Karies, distr. Ioannina, altitude 580 m — 24 Sept. 1988 (V. V.); Klimatia, distr. Ioannina, altitude 450 m — 24 April 1989 (T. S.); 2 km NW of Lefkothea, distr. Ioannina, altitude 380 m — 4 July 1989 (V. V.); near Metsovo, distr. Ioannina, altitude ca 1200 m — summer 1987 or 1988 (T. S.); 3 km E of Episkopito, distr. Ioannina, altitude 500 m — 4 July 1989 (V. V.); 2 km W of Avgo, distr. Ioannina, altitude 500 m — 4 July 1989 (V. V.); 2 km N of Petra, distr. Preveza, altitude 30 m — 20 July 1985 (T. S.); 3 km S of Margariti, distr. Thesprotia, altitude 150 m — 2 July 1989 (V. V.); Plataria, distr. Thesprotia, sea level — 2 July 1989 (V. V.); Nea Selefkia, distr. Thesprotia, altitude 20 m — 10 May 1986 (T. S.); Sagiada, distr. Thesprotia, sea level — 30 June 1987, 30 April 1988, 23 April 1989 (T. S.).

Note: Our localities together with the literary records — Korfu (Miller 1912, Niethammer 1962), Konitsa (Ondrias 1965) and two points given without any other documentation in the map published by Giagia & Ondrias (1980) — reveal that the hedgehog is widely distributed in Epeirus.

Although the altitudes are not given in the papers mentioned above, from the map it is evident that they range from sea level to ca 600 m (Konitsa). Ten in eleven of our localities are situated practically within an identical span — from sea level to 580 m. So far, only our record near Metsovo, at an altitude of ca 1200 m, reveals the presence of the hedgehog in the mountains. However, the hypsometrical distribution of the species in Epeirus needs further investigation.

2. ***Talpa stankovici*** V. & E. Martino, 1931
Material: Anatoli — 1 spec.

Identification: The systematics of the Balkan populations of the genus *Talpa* is rather complicated. The only revision has been performed by Petrov (1971, 1974) for Jugoslavian territory only. He distinguished three taxa there — *Talpa europaea*, *T. caeca hercegovinensis* and *T. romana stankovici*. Recently, the last form is suggested to be an independent species — *Talpa stankovici* by some authors (Capolongo 1986, Corti & Loy 1987, Filippucci et al. 1987). All three mole species were recorded also from Greece (Ondrias 1965, Vohralík & Sofianidou 1987).

Not long ago, Soldatović et al. (1986) studying the karyotypes of the moles from Epeirus (Igoumenitsa and island Korfu) revealed an new karyotype form and suggested that it represents an additional separate taxon. A morphological description of the material used was not given, the authors only remark that the moles "do not differ in size from other Balkan *T. romana*, although their rostrum size is somewhat larger".

Identification of our specimen (a young male) is based on the criteria proposed by Petrov (1971) for discrimination between three mole species in Jugoslavian Macedonia. Unfortunately, the damaged skull in our specimen makes it impossible to use one of the most important diagnostic characters, the condylobasal length. On the basis of relatively high values of the rostral breadth (9.1 mm), length of the hind foot (17.8 mm), greatest diameter of M^1 (3.35 mm) and greatest width of M^2 (2.60 mm) it is possible, with certainty, to exclude the small mole *T. caeca hercegovinensis*. It is difficult to discriminate between the two remaining, morphologically rather similar mole species by comparing the available measurements of our specimen with Petrov's material from Jugoslavian Macedonia, but the absence of the eye orifices in the skin of our mole reveals that it cannot belong to the species *T. europaea* (cf. Petrov 1971, 1974). Because the systematic position of the new karyotype form described by Soldatović et al. (1986) is still unclear, we designate our specimen as *Talpa stankovici*.

Note: In Epeirus, the species was recorded, so far, on the island Korfu (Niethammer 1962, Capolongo 1986), at Katara Pass in the Pindos Mts. (Felten & Storch 1965, Filippucci et al. 1987, Corti & Loy 1987) and at 10 km S of Ioannina, near the Ioannina lake (Niethammer 1974). Specimens studied by Soldatović et al. (1986) and reported by these authors as an independent species originated from the island Korfu and from the town Igoumenitsa lying on the sea shore, opposite to this island.

Hitherto records of the species remain, so far, confined to the northern half of Epeirus, northwards from the line connecting the island Korfu, the town Igoumenitsa, lowland around Ioannina lake and Katara Pass. Altitudes of the localities range from sea level (Korfu, Igoumenitsa) to 1700 m (Katara Pass).

3. ***Neomys anomalus*** Cabrera, 1907
Material: Perama — 1.

Identification: Identification of the water shrews of the genus *Neomys* is rather difficult in the south of the Balkans. Our specimen was determined by the method used by Vohralík & Sofianidou (1987) for discrimination between *Neomys anomalus* and *N. fodiens* from Greek Macedonia. By plotting the values of the length of tail

(58 mm) and of the length of hind foot (17.0 mm) in the two-dimensional graph given in the above mentioned paper (p. 331 — Fig. 5), the specimen (a male) was determined as *N. anomalus*. Also the general habitus of the specimen fits the mentioned species.

Note: Our specimen was collected together with *Crocidura suaveolens* and *Mus domesticus* in a dense growth of reeds, sedges and other herbaceous vegetation on the lake shore, about 10 m from the water.

4. ***Crocidura suaveolens*** (Pallas, 1811)

Material: Klidonia — 1, Perama — 12, Vlaherna — 6, Kampi — 2, Mesopotamo — 2, Asproklisi — 1.

Note: The Lesser white-toothed shrew is, without doubt, the most common shrew species of Epeirus. Our localities together with the literary records — Korfu (Niethammer 1962), Nikopolis and 10 km S of Ioannina, near the Ioannina lake (Niethammer 1974) indicate that the species is distributed in all lower situated parts of Epeirus. So far, it has not been found in the mountains. Altitudes of our localities range from sea level up to 480 m (Perama). Although the altitude of Niethammer's (l. c.) localities was not given, from the map it is evident that it cannot exceed ca 550 m.

5. ***Glis glis*** (Linnaeus, 1766)

Observations: Megalo Papiggo — a typical voice of the species was recorded on 24 Sept. 1988 in the valley about 1 km E of the village, altitude ca 1000 m (V. V.).

Note: So far, records of the species in Epeirus are confined to the island Korfu (Niethammer 1962) and to the mountains in the NE part of the region — environs of the towns Konitsa and Metsovon (Ondrias 1966) and our locality.

6. ***Mus abbotti*** Waterhouse, 1837

Material: Konitsa — 2, Perama — 4, Vlaherna — 3.

Identification: Two species of the genus *Mus* occur in the south of the Balkans — the long-tailed, dark-coloured and mostly indoor living *Mus domesticus* and a distinct, short-tailed, light-coloured, exclusively outdoor living species (for details see Vohralík & Sofianidou 1987). For the second species several different names have been used in the last years. Because the question of its correct designation remains still open, we use for the meantime the name *Mus abbotti*.

Note: Two specimens from the locality Limini (distr. Arta) reported by Ondrias (1966) as *Mus musculus spicilegus* were, till now, the only record of *Mus abbotti* from Epeirus. Our three localities extend the known area of distribution of the species in Epeirus considerably northwards. Altitudes of these four localities range from sea level (Limini) to 480 m (Konitsa and Perama).

7. ***Mus domesticus*** Rutty, 1772

Material: Perama — 2, Amphithea — 1, Vlaherna — 2, Filippiada — 2.

Identification: See *Mus abbotti*.

Note: From the island Korfu the species has already been reported by Miller (1912) under the name *Mus musculus azoricus* and later by Niethammer (1962) as *Mus musculus domesticus.* So far, the only evidence of its presence in Epeirus mainland was a report by Winking et al. (1981) about the mice from the village Ammoudia (sea shore, south of Parga) which had the Robertsonian fusions of acrocentric chromosomes and which were successfully hybridized with the laboratory mouse. Although the morphological characteristics of the collected specimens were not given, both above mentioned facts suggest that they belonged to the species *Mus domesticus.*

Our four localities reveal the presence of the species also in the inland of Epeirus. Altitudes of the known localities range from sea level (Ammoudia) to 480 m (Perama and Amphithea).

We collected the species both in farmsteads (Filippiada) and outdoors in the distance 100—200 m (Perama, Filippiada) or even 500 m (Vlaherna) from the buildings.

8. ***Apodemus sylvaticus*** (Linnaeus, 1758)

Material: Konitsa — 1, Megalo Papiggo — 1, Perama — 3, Vlaherna — 4, Filippiada — 1, Michalitsi — 3.

Identification: It is sometimes impossible to distinguish reliably between *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* from the Balkans, particularly in the case of young specimens. Therefore, several of our specimens have been listed separately under the designation "*Apodemus sylv./fl.* (indet.)" — see Tab. 1. In our identification we used standard criteria such as body measurements and coloration, particularly the presence or absence of the neck collar (cf. Niethammer 1974).

Note: From the literature (Niethammer 1962, 1974, Peus 1964, Felten & Storch 1965, Ondrias 1966) it is evident that the Wood mouse belongs to the most frequently collected mammal species of Epeirus. We collected it mostly in the thickets, reeds and in gardens, we never found it in the wood. Altitudes of our localities range from sea level (Michalitsi) to ca 1000 m (Megalo Papiggo), but in the literature records are reported even from 17000 m (Katara Pass — Peus 1964, Felten & Storch 1965).

9. ***Apodemus flavicollis*** (Melchior, 1834)

Material: Loutra Isvorou — 1, Amarantos — 1, Agia Varvara — 2, Aidonochori — 3, Klidonia — 2, Kosmira — 3, Vouliasta — 1, Kato Despotiko — 2.

Identification: see *Apodemus sylvaticus.*

Note: Our catches and the literary records (Niethammer 1962, 1974, Peus 1964, Felten & Storch 1965, Ondrias 1966, etc.) suggest that the species is widely distributed in Epeirus. On the basis of our catches it appears to us that *A. flavicollis* is much more bound to the wood than *A. sylvaticus.* Whenever we collected in the wood, even in very narrow plane groves along the streams, the Yellow-necked mouse was present. Sometimes we also found it in hedgerows along the gardens (Kosmira) or in thickets along pastures (Aidonochori). Altitudes of our localities range from 250 to 1350 m (Loutra Isvorou), in the literature localities are reported from sea level — Korfu (Niethammer 1962), Arta (Niethammer 1974) to 1700 m — Katara Pass (Peus 1964, Felten & Storch 1965).

10. ***Apodemus mystacinus*** (Danford & Alston, 1877)
Material: Konitsa — 2, Megalo Papiggo — 7.
Observations: 2 km W of Petra, distr. Preveza, altitude 30 m — 1 spec., 20 July 1985 (T. S.).

Note: From the island Korfu the species has been reported already by Miller (1912) and later by Niethammer (1962). So far, the only known localities from the Epeirus mainland were Konitsa and Moni Stomiou lying close together in the northern mountainous part of the region (Ondrias 1966). Our finding from the locality Petra reveals the presence of the species also in lowlands of the southernmost part of Epeirus. Abundance of typical biotopes of this mouse, i. e., dry rocky slopes covered by a sparse vegetation in many parts of Epeirus suggest a much wider distribution of the species in the region.

Altitudes of localities range from 30 (Petra) to ca 1600 m (Moni Stomiou).

11. ***Rattus rattus*** (Linnaeus, 1758)
Material: Vouliasta — 3, Michalitsi — 1.

Observations: Amphithea, distr. Ioannina, altitude 480 m — 28 April 1984 (T. S.); Anatoli, distr. Ioannina, altitude 480 m — 2 May 1988 and 24 April 1989 (T. S.); Longades, distr. Ioannina, altitude 480 m — 6 May and 16 Sept. 1984 (T. S.); Ioannina, altitude 500 m — 20 July 1985 (V. V.); Vrosina, distr. Ioannina, altitude 250 m — 24 May 1989 (T. S.); Kalodiki (small colony belonging to the town Margariti), distr. Thesprotia — 6 May 1986 (T. S.); Ragio, distr. Thesprotia, sea level — 23 April 1989 (T. S.).

Note: From the island Korfu the species has been reported already by Miller (1912), later Niethammer (1962) collected it here in a number of sites spread out on the whole island. So far, the only locality from Epeirus mainland was Nikopolis lying on the sea shore near Preveza (Niethammer 1974). Our localities reveal the presence of the species also in central- and west parts of Epeirus, but it is most probable that the rat is of a common occurrence everywhere in lower altitudes of the region.

Altitudes of known localities range from sea level to 500 m (Ioannina).

12. ***Pitymys thomasi*** (Barrett-Hamilton, 1903)
Material: Kato Despotiko — 2.

Identification: The systematic position of the species is not clear. Two closely related forms (*Pitymys thomasi* and *P. atticus*) inhabiting southern Jugoslavia and Greece and differing by the karyotype are recognized. They are considered to be conspecific by some authors (e. g., Niethammer 1974, Živković et al. 1975, Giagia 1985) but by different authors (e. g., Kratochvíl 1971) they are treated as two independent species. Because the situation is still unclear and the karyotype of *atticus*-form is so far known only from southern Greece, we designate, for the meantime, the specimens from Epirus as *P. thomasi.*

Identification of our specimens has been based on M^3 which is simplex in its shape. Confusion with another species of the area possessing the simplex M^3, *Pitymys felteni*, can be excluded on the basis of the shape of the caudal part of this tooth (cf. Niethammer 1974, 1982).

Note: So far, ten localities of *P. thomasi* have been reported from Epeirus by Ondrias (1966) and Niethammer (1974, 1986). However, it is to be remarked here that some localities given in the paper by Ondrias (1966) have not been introduced in his map correctly. Namely the localities Sellades and Limini should be placed more eastwards, practically to the locality Kompoti. This inaccuracy has been taken over also to the map by Niethammer (1974).

Three additional localities are available from the paper by Hatzisarantos et al. (1962). The species is reported there as *Pitymys savii*. However, taking into account the evidently erroneous determination of the related species, *Pitymys subterraneus*, given in this paper (confusion with *Microtus guentheri* — for details see Ondrias 1965 and Vohralík & Sofianidou 1987), these data must be taken with caution.

Published localities reveal the presence of the species in the eastern half of Epeirus, from the lowland along Amvrakikos Kolpos (gulf) in the south to the town Konitsa near the Albanian border in the north. Our locality extends the known area of distribution of the species in Epeirus somewhat westwards, to the highland between rivers Acheron and Louros. Altitudes of the findings range from sea level (Sellades, Limini — Ondrias 1966, Nikopolis — Niethammer 1974) till 1700 m (Katara Pass — Niethammer 1986).

Our specimens were dug up from a colony found on the mown wheat field.

13. ***Microtus epiroticus*** Ondrias, 1966
Material: Perama — 20.

Note: Our material comes from the type locality from which the species has been described. We collected it there in a neglected garden overgrown by dense herbaceous vegetation — predominantly nettle (*Urtica dioica*) and bindweed (*Calystegia* sp.). Above all the bindweed stands appeared to be the most preferable biotope of this vole.

So far, only two other localities of the species are known from Epeirus — Metsovo at the Pindos Mts. (Ondrias 1966) and 10 km S of Ioannina, near Ioannina lake (Niethammer 1974).

14. ***Myocastor coypus*** (Molina, 1782)
Observations: Kalodiki (small colony belonging to the town Margariti), distr. Thesprotia, altitude ca 200 m — 5 May 1986, 1 May 1988, 23 April 1989 (T. S.).

Note: The species originates from South America. From the end of the 10th century it has been locally acclimatized in Europe. At Kalodiki we repeatedly observed several specimens freely inhabiting three marshy lakes.

Concluding remarks

In conclusion we have to state that the contemporary level of the knowledge of small mammal fauna of Epeirus is far from beeing satisfactory. With the exception of the island Korfu and the close environs of Ioannina lake and Katara Pass the region has been only minimally explored, so far. In future, it will be necessary to devote attention above all to the big mountain massifs like Tymphi-, Smolikas- or Grammos Mts. where some small mammal species new either for Epeirus (e. g., *Sorex araneus*, *Neomys fodiens* and *Microtus nivalis*) or even for the fauna of Greece (*Dinaromys bogdanovi*), most probably will be found. Also the systematics of some groups (genera *Talpa* and *Pitymys*) call for revision. Therefore, the present state makes it impossible, till now, to perform a more detailed zoogeographical evaluation of small mammal fauna of the region.

Acknowledgements

For the help during the field work we are indebted to our colleagues Doc. Dr. V. Hanák, Doc. Dr. Z. Roček and Mr. R. Chaloupka (all from the Charles University, Prague). We also thank Doc. V. Hanák for reading the manuscript and for his valuable comments. The first author thanks the Greek Ministery of Research and Technology, Athens for supporting the initial field work.

Zusammenfassung

In 19 Lokalitäten der Provinz Epeirus (NW Griechenland) wurden in den Jahren 1985—1989 107 Exemplare von Kleinsäugern gesammelt. Weitere faunistische Angaben wurden mittels Freilandbeobachtung erhoben. Neue Verbreitungsangaben über 14 Säugetierarten werden mitgeteilt; davon ist die Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus*) ein Neunachweis für Epeirus. Einige Fragen der Verbreitung sowie der ökologischen Ansprüche der einzelnen Säugetierarten werden diskutiert.

Literatur

Capolongo, D. (1986): Weitere Untersuchungen über die Gattung *Talpa* (Mammalia: Insectivora) in Italien und den angrenzenden Ländern. — Bonn. zool. Beitr. 37: 249—256.

Corti, M. & A. Loy (1987): Morphometric divergence in southern European moles (Insectivora, Talpidae). — Boll. Zool. 54: 187—191.

Felten, H. & G. Storch (1965): Insektenfresser und Nagetiere aus N-Griechenland und Jugoslavien (Mammalia: Insectivora und Rodentia). — Senckenberg. biol. 46: 341—367.

Filippucci, M. G., G. Nascetti, E. Capanna & L. Bullini (1987): Allozyme variation and systematics of European moles of the genus *Talpa* (Mammalia, Insectivora). — J. Mammal. 68: 487—499.

Giagia, E. B. (1985): Karyotypes of "44-chromosomes" *Pitymys* species (Rodentia, Mammalia) and their distribution in southern Greece. — Säugetierk. Mitt. 32: 169—173.

Giagia, E. B. & J. C. Ondrias (1980): Karyological analysis of eastern European hedgehog *Erinaceus concolor* (Mammalia, Insectivora) in Greece. — Mammalia 44: 59—71.

Hatzisarantos, H., H. Nikopoulus & L. Santa (1962): Ta troktika kai entomofaga thilastika tis Ellados. (Rodents and insectivorous mammals of Greece). — Athens: Laboratoire de Zoologie agricole et de Sériciculture, École de hautes études agronomiques, 10 pp. (in Greek).

Kratochvíl, J. (1971): Der Status der Populationen der Gattung *Pitymys* aus Attika (Rodentia, Mamm.). — Zool. Listy 20: 197—206.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of western Europe (Europe exclusive of Russia) in the collection of the British Museum. — London: British Museum (Natural History), 1019 pp.

Niethammer, J. (1962): Die Säugetiere von Korfu. — Bonn. zool. Beitr. 13: 1—49.

Niethammer, J. (1974): Zur Verbreitung und Taxonomie griechischer Säugetiere. — Bonn. zool. Beitr. 25: 28—55.

Niethammer, J. (1982): *Microtus felteni* (Malec und Storch, 1963), pp: 438—441. In: Niethammer, J., F. Krapp (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/I, Nagetiere II. — Wiesbaden: Akad. Verlagsgesellsch., 649 pp.

Niethammer, J. (1986): Über griechische Nager im Museum A. Koenig in Bonn. — Annln naturh. Mus. Wien 88—89 B: 245—256.

Ondrias, J. C. (1965): Die Säugetiere Griechenlands. — Säugetierk. Mitt. 13: 109—127.

Ondrias, J. C. (1966): The taxonomy and geographical distribution of the rodents of Greece. — Säugetierk. Mitt. 14 (Sonderheft): 1—136.

Petrov, B. (1971): Taxonomy and distribution of moles (genus *Talpa*, Mammalia) in Macedonia. — Acta Mus. maced. Sci. nat., Skopje, 12 (6): 117—138.

Petrov, B. (1974): Einige Fragen der Taxonomie und die Verbreitung der Vertreter der Gattung *Talpa* (Insectivora, Mammalia) in Jugoslavien, pp: 117—124. — In: Kratochvíl, J. & R. Obrtel (Eds.): Symposium theriologicum II. Praha: Academia, 394 pp.

Petrov, B. (1979): Some questions of the zoogeographical division of the western Palaearctic in the light of the distribution of mammals in Yugoslavia. — Folia Zool., Brno, 28: 13—24.

Peus, F. (1964): Flöhe aus dem Mittelmeergebiet. VI. Jugoslavien. VII. Griechenland: Pindus Gebirge. — Bonn. zool. Beitr. 15: 256—265.

Soldatovíc, B., Z. Dunderski & M. Todorović (1986): A new mole karyotype from the Balkans. — Arh. biol.Nauka 38: 9P—10P.

Vohralík, V. & T. Sofianidou (1987): Small mammals (Insectivora, Rodentia) of Macedonia, Greece. — Acta Univ. Carol. — Biol. 1985: 319—354.

Winking, H., A. Gropp & G. Bulfield (1981): Robertsonian chromosomes in mice from North-Eastern Greece. — Mouse News Letter 64: 69—70

Živković, S., B. Petrov & D. Rimsa (1975): New data on the taxonomy of Balkan *Pitymys* representatives (Mammalia, Rodentia) in the light of karyological analysis. — Biosistematika, Beograd, 1: 31—42 (in Serbian, with a summary in English).

Prof. Dr. Theodora S. Sofianidou, Department of Zoology, Aristotelian University, Thessaloniki — TK 54006, Greece. — Dr. Vladimír Vohralík, Department of Systematic Zoology, Charles University, Viničná 7, 128 44 Praha 2, Czechoslovakia.

Buchbesprechungen

Wurmbach, H. (1989): *Grundzüge einer speziellen Zoologie*. Aus dem Nachlaß herausgegeben von M. Abs & M. Dörrscheid-Käfer. viii, 119 S., 65 Abb. Gustav Fischer, Stuttgart & New York.

In dieses Werk, das von den Herausgebern auf der Grundlage eines Nachlaß-Manuskriptes zusammengestellt wurde, muß man sich erst hineinlesen und -denken, bis man den roten Faden findet. Weder der etwas unspezifische Buchtitel noch das Vorwort der Herausgeber geben genaue Hinweise auf den gedanklichen Inhalt des Buches. Aus dem Vorwort ist zu entnehmen, daß der Inhalt ursprünglich als einführender Teil des zweiten Bandes („Spezielle Zoologie") des Lehrbuches der Zoologie des Autors gedacht war. Er ist in vier Hauptabschnitte aufgeteilt: Festlegung der Artbeschreibung und Aufstellung gültiger Stammbäume; Abgrenzung der Lebewesen von der unbelebten Natur und Evolution der Organismen; die räumliche Verbreitung der Tierwelt; die historische Entwicklung der Tierwelt. Der Autor erklärt die Entstehung der Arten und die sie ordnende Taxonomie und Systematik auf der Grundlage von Evolutionsbiologie, Genetik, Entwicklungsbiologie, Zoogeographie und Paläontologie. Als Lehrbuch enthält dieses Werk nichts Neues, präsentiert aber den Stoff in ungewohnter Zusammenstellung und bietet dem Leser einen neuartigen und interessanten Denkansatz. Allerdings gerät man beim Lesen öfter in Konfusion und hat vor allem im Abschnitt B den Eindruck, daß ein nochmaliges Durchsehen und Ordnen des Textes hilfreich wäre. Zum Beispiel gehört der letzte Abschnitt von Kapitel B 2 offensichtlich noch zu B 1, und im Kapitel B 2 „Begrenzung des menschlichen Erkennungsvermögens . . ." fehlt dem Leser die Quintessenz, die sicherlich interessant wäre.

Als Anhang findet man ein kurzes Literaturverzeichnis mit vorwiegend historischen Schriften, ein Glossar und eine Übersicht über das System der Tiere. Der Preis erscheint für ein kartoniertes Buch dieses Umfanges zu hoch.

Sabine von Groll

Kämpfe, L., R. Kittel & J. Klapperstück (1987): *Leitfaden der Anatomie der Wirbeltiere*, 6. Aufl. 309 S., 205 Abb., 4 Tab. Fischer, Stuttgart & New York.

Dieser Leitfaden ist eine kurzgefaßte Darstellung der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, mit Berücksichtigung der funktionellen und evolutionsbiologischen Bezüge. Er beinhaltet das vergleichend-morphologische Grundwissen für Studierende der Biologie, Agrarwissenschaften und Veterinärmedizin. Nach einem in dieser Auflage neu hinzugekommenen Einführungskapitel folgt eine Übersicht über das System der Chordatiere. Der Hauptteil besteht aus einer vergleichenden Betrachtung der Organsysteme und schließt mit einem kurzen Überblick über die Stammesgeschichte der Wirbeltiere.

Der Stoff ist erfreulich übersichtlich gegliedert, was das Nachschlagen bestimmter Themenkomplexe ungemein erleichtert. Unter den zahlreichen guten Abbildungen findet man neben den üblichen Lehrbeispielen eine Reihe von sehr informativen, das Verständnis fördernden Zeichnungen und Fotografien, die man in anderen Lehrbüchern vergeblich sucht, wie z. B. die Abbildung eines Skelett-Luftsack-Präparates auf S. 133.

Obgleich die Autoren sich bemüht haben, in dieser Auflage „einige Schwachstellen auszumerzen", haben sich auch diesmal eine Reihe von Mängeln erhalten, die dem ansonsten wirklich guten Übersichtswerk einige Minuspunkte geben. Der Text ist — verständlicherweise — vielfach knapp gehalten, was aber leider dazu führt, daß neu auftretende Fachbegriffe teilweise unzureichend oder gar nicht erläutert werden (z. B. die Furchungstypen auf S. 20!) oder erst viel später im Text eine Klärung finden (Anastomosen, S. 75 und 156). In der Bibliographie im Anschluß an den Hauptteil ist fast ausschließlich altes bis sehr altes Schrifttum aufgeführt (hauptsächlich aus den 50er und 60er Jahren). Dieser Teil bedürfte dringend einer Aktualisierung. Auch die Arbeit mit dem Register ist unbefriedigend. Viele Begriffe sucht man hier vergeblich (z. B. Anamnia, discoidale Furchung, Haemolymphe, Muskelansatz u.v.a.), bei anderen muß man etwas Zeit und Phantasie aufwenden (z. B. bei den „Nervensystemen"). Daß der Druck von etwas uneinheitlicher Qualität ist, muß nicht als störend empfunden werden. Bleibt zu hoffen, daß die genannten „Schwachstellen" in der nächsten Auflage „ausgemerzt" werden.

Sabine von Groll

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 2	S. 137—141	Bonn, Juni 1991

Ein neuer Wüstenrenner aus dem Hochland Afghanistans, *Eremias* (*Eremias*) *afghanistanica* sp. n. (Reptilia: Sauria: Lacertidae)

Wolfgang Böhme & Nikolaj N. Ščerbak

Abstract. A new species of the Palaearctic lacertid genus *Eremias* is described from the highlands SE of the main Hindukush chain: *E.* (*Eremias*) *afghanistanica* sp. n. It is easily distinguished from all other species of the typical subgenus (*E. strauchi*, *regeli*, *persica*, *velox*, *nikolskii* and *suphani*) by a high ventral count and the high head-and-body/tail length ratio (0,7—0,8). In addition, it can be separately diagnosed by character combinations against any of the above mentioned species.

Key words. Reptilia, Sauria, Lacertidae, *Eremias afghanistanica* sp. n., Afghanistan, taxonomy.

Echsenaufsammlungen aus Afghanistan, besonders von Wüstenrennern (Lacertidae: *Eremias*) sind in den Museen selten (Ščerbak 1974), obwohl die Lebensbedingungen in diesem Land für diese Reptiliengruppe günstig sind. In den nördlich angrenzenden mittelasiatischen Republiken der Sowjetunion arten- und individuenreich vertreten, ergeben die Wüstenrenner in Afghanistan immer noch wichtige faunistische Neunachweise (vgl. Clark 1990). In der nicht unbedeutenden herpetologischen Afghanistan-Sammlung des Museums Koenig (ZFMK), die auf die ehemalige Universitätspartnerschaft Bonn/Köln und Kabul (vgl. Naumann & Nogge 1973) zurückgeht, befinden sich zwei ursprünglich als *Eremias v. velox* bestimmte Exemplare, die sich bei einer aktuellen Nachuntersuchung als Angehörige einer neuen Art erwiesen.

Ihre Zuordnung zum typischen Subgenus innerhalb der Gattung *Eremias* (vgl. Ščerbak 1974) ergibt sich aus der Kombination folgender Merkmale: Das Suboculare erreicht die Maulspalte; nur ein Frontonasale vorhanden, dagegen zwei Supraorbitalia; die Femoralporenreihen sind median nur durch einen sehr kurzen Abstand getrennt und reichen distal bis zum Knie; das Grundmuster der Zeichnung ist gestreift. Wir benennen und diagnostizieren die neue Art hier als

Eremias afghanistanica sp. n.

Diagnose: Eine Art der Untergattung *Eremias* (deren Definition s. vorigen Abschnitt), die sich von den bisher bekannten Arten durch folgende Merkmale unterscheidet (vgl. Ščerbak 1974, Bischoff & Böhme 1980):
— von *E. strauchi* Kessler, 1878, der sie in der Zeichnung ähnelt, durch größere Rückenschuppen (44—46 vs. 48—69), größere Präanalia (4—5 Reihen vs. 5—6) und höhere Ventralia-Werte (in Längsrichtung unter Einschluß der Präanalia gezählt: 37—38 vs. 26—33);
— von *E. regeli* Bedriaga, 1905 durch die größere Zahl an Gularia (25—28 vs. 14—24), mehr Ventralia (37—38 vs. 25—31) und auch durch das Zeichnungsmuster.

— von *E. persica* Blanford, 1874 durch die niedrigsten Dorsaliawerte (44—46 vs. 51—74), die viel geringere Körpergröße, die große Zahl der Ventralia (37—38 vs. 26—34) und durch die Zeichnung;
— von *E. velox* (Pallas, 1771) durch das mit den Sublabialia in Kontakt stehende 5. Inframaxillare, durch glatte Schuppen auf der Schwanzoberseite (vs. gekielt bei *velox*), mehr Präanalia-Reihen (4—5 vs. 3—4), hohe Ventralia-Zahlen 37—38 vs. 26—34) sowie durch ein vierstreifiges Zeichnungs-Grundmuster (vs. dreistreifig bei *velox*);
— von *E. nikolskii* Bedriaga, 1905 durch weniger Präanalia-Reihen (4—5 vs. 5—6), hohe Ventralia-Werte (37—38 vs. 28—32), sowie ebenfalls durch die Zeichnung;
— von *E. suphani* Basoglu & Hellmich, 1968 durch niedrige Dorsaliawerte (44—46 vs. 54—56), mehr Präanalia-Reihen (4—5 vs. 3—4) und durch die bis zum 3. Paar in Kontakt stehenden Inframaxillaria (bei *suphani* durch Gularia bis zum 2. Paar getrennt).

Somit unterscheidet sich *E. afghanistanica* sp. n. von allen bekannten *Eremias* s. str.-Arten durch die hohen Ventralia-Werte und den Index Kopfrumpflänge/Schwanzlänge (ist bei dieser Art am größten: 0,7—0,8) sowie von jeder einzelnen Art des Subgenus durch die oben angegebenen Merkmalskombinationen.

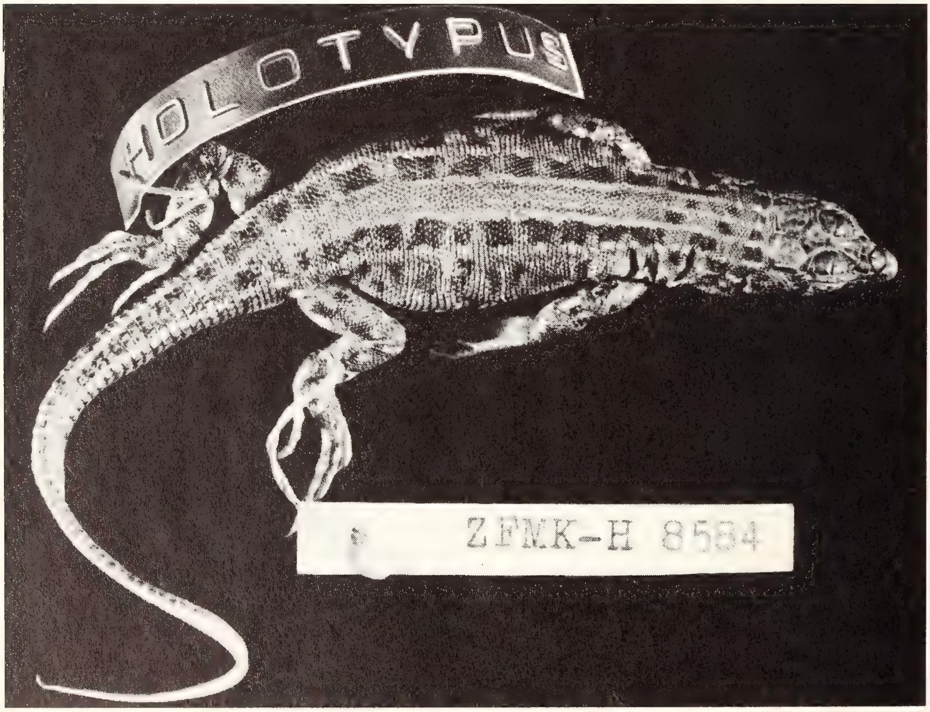


Abb. 1: Dorsalansicht des Holotypus von *Eremias afghanistanica* sp. n. (ZFMK 8584). Foto: J. Schicke (ZFMK).

Holotypus: ZFMK 8584, ♂, Ost-Afghanistan, Prov. Ghazni, Dasht-e-Nawar, 3000 m NN, leg. C. M. Naumann, 10. VI. 1965 (Abb. 1). Kopf-Rumpflänge 60, Schwanzlänge 82 mm; 44 Dorsalschuppen in einer Querreihe um die Körpermitte, 28 Gularia in der Medianlinie zwischen Inframaxillarsymphyse und Halsband, 37 in Längsrichtung gezählte Ventralia, Supralabialia (links/rechts) 8/9, Sublabialia 7/7, Femoralporen 16/16, median durch 3 Schuppen voneinander getrennt. — Paratypus: ZFMK 13320, ♂, Ost-Afghanistan, Prov. Kabul, Umgebung von Kabul, ca. 2000 m NN, leg. E. Kullmann, VI. 1971. Kopf-Rumpflänge 67, Schwanzlänge 85 mm; 46 Dorsalia pro Querreihe um die Körpermitte, 25 Gularia zwischen Inframaxillarsymphyse und Halsband, 38 in Längsrichtung gezählte Ventralia, 8/9 Supra- und 6/6 Sublabialia, Femoralporen 17/18, getrennt durch nur 2 Schuppen.

Allgemeine Beschreibung nach beiden Exemplaren: Femoralporen reichen bis auf 1—2 Schuppen bis in die Kniekehle. Der Zwischenraum zwischen den Porenreihen ist 5—9mal in einer Porenreihe enthalten. Ein Frontonasale vorhanden, quadratisch oder breiter als lang. Supraocularia nicht von den Frontalia und Parietalia getrennt. Das 5. Inframaxillare hat Kontakt mit dem Sublabiale. Kleine Schuppen

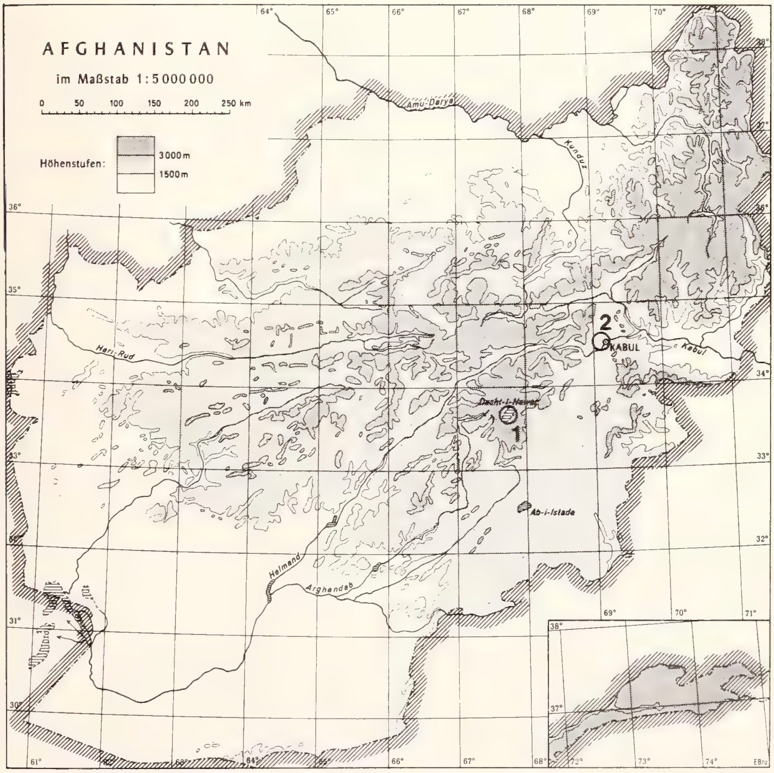

AFGHANISTAN
im Maßstab 1:5000000
0 50 100 150 200 250 km
Höhenstufen:
3000m
1500m
Amu-Darya
Kunduz
Hari-Rud
Kabul
KABUL
2
Dasht-i-Nawar
1
Ab-i-Istada
Helmend
Arghandab
61° 62° 63° 64° 65° 66° 67° 68° 69° 70° 71° 72° 73° 74°
30° 31° 32° 33° 34° 35° 36° 37° 38°
EBru

Abb. 2: Die beiden bekannten Fundorte von *Eremias afghanistanica* sp. n.: 1 — Dasht-e-Nawar, 3000 m; 2 — Umgebung von Kabul, ca. 2000 m.

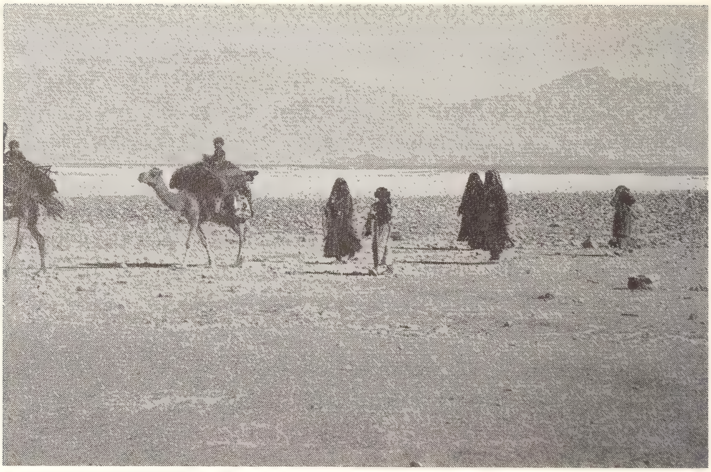


Abb. 3: Die Hochfläche Dasht-e-Nawar (3000 m), Lebensraum von *Eremias afghanistanica* sp. n. Foto: G. Nogge.

zwischen den Praefrontalia fehlen. Rostralbreite kürzer als die Länge des granulierten Supraocularbereiches. Schuppen der Schwanzoberseite glatt (oder nur sehr schwach gekielt). Um den 9.—10. Schwanzwirtel 22—25 Schuppen. Im Präanalbereich 4—5 Schuppenreihen, insgesamt bis zu 40 Einzelschuppen, davon 30 vergrößert; von ihnen säumen 9 die Analöffnung, abermals vergrößert die 3 medianen, von denen wiederum das mittlere am größten ist.

Zeichnungsmuster deutlich ausgebildet, längsgestreift. Die Parietalstreifen bilden Fleckenreihen, die hell gerandet sind. Zwischen diesen Bändern ist eine einfarbig helle Zone, im Nackenbereich sind jedoch noch 2 Reihen dunkler Flecken zu erkennen, die zweifellos Reste einer Jugendzeichnung darstellen. An der Flanke erstreckt sich je ein in Flecken aufgelöstes Temporalband. Ozellenflecken treten nur im Bereich der Hinterbeine auf. Die Rückenzeichnung setzt sich bis auf das erste Schwanzdrittel fort, wo die Längsstreifen zusammenlaufen. Die Unterseite ist weiß und ungefleckt.

Verbreitung und Vorkommen: Die beiden bisher bekannten Fundorte (Abb. 2) lassen vermuten, daß *Eremias afghanistanica* am Südost-Abfall des Hindukusch-Massivs eine ausgedehntere Verbreitung hat. Die habituell ähnlichste Art, *E. velox*, ist in Afghanistan offenbar auf die Ebenen und Vorberge nördlich des Hindukusch beschränkt (Clark 1990). Eine bedeutendere Vertikalverbreitung als *E. velox* hat die in der Südhälfte Afghanistans weit verbreitete *E. persica*, die bei Kabul (Paghman, Charikar) mit *E. afghanistanica* in Sympatrie treten könnte, und die bei Ghazni immerhin 2500 m NN erreicht (Clark 1990). Doch wird dieser bisherige Höhenrekord eines afghanischen Wüstenrenners durch den Holotypus der neuen Art weit in den Schatten gestellt, der in der Dasht-e-Nawar auf 3000 m gesammelt worden ist (Abb. 3). Damit läßt sich *Eremias afghanistanica* auch als die am stärksten an montane Umgebung adaptierte Art der Untergattung kennzeichnen.

Danksagung

Wir danken Herrn Prof. Dr. J. Niethammer, Bonn, für die Überlassung der Kartenvorlage und Herrn Prof. Dr. G. Nogge, Zoo Köln, für das Biotopfoto.

Zusammenfassung

Eine neue Art der paläarktischen Lacertidengattung *Eremias* wird aus den afghanischen Hochflächen südöstlich der Hindukusch-Hauptkette beschrieben: *E.* (*Eremias*) *afghanistanica* sp. n. Sie unterscheidet sich von allen anderen Arten des typischen Subgenus (*E. strauchi*, *regeli*, *persica*, *velox*, *nikolskii* und *suphani*) durch hohe Ventralia-Werte und den relativ kürzeren Schwanz (Kopf-Rumpflänge/Schwanzlänge 0,7—0,8). Darüber hinaus ist sie durch Merkmalskombinationen gegenüber jeder einzelnen der anderen Arten separat diagnostizierbar.

Literatur

Bischoff, W. & W. Böhme (1980): Der systematische Status der türkischen Wüstenrenner des Subgenus *Eremias* (Sauria: Lacertidae). — Zool. Beitr., N. F. 26: 297—306.

Clark, R. (1990): A report on herpetological observations in Afghanistan. — Brit. Herpetol. Soc. Bull. 33: 20—42.

Naumann, C. & G. Nogge (1973): Die zoologischen Projekte Afghanistans — erfolgreiches Nebenprodukt einer Universitätspartnerschaft. — GAWI-Rundbr. 1973: 25—28.

Ščerbak, N. N. (1974): Jaščurki palearktiki. — Naukowa dumka, Kiew.

Priv.-Doz. Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1. — Prof. Dr. Nikolaj N. Ščerbak, Zoologičeskij Muzej Ukrainskoj SSR, Lenina 15, SU-252 601 Kiew 30.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 2	S. 142	Bonn, Juni 1991

Buchbesprechungen

Halász, N. (1990): *The Vertebrate Olfactory System. Chemical neuroanatomy, function and development.* 280 S., 95 Abb., 3 Tab. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Wie die Forschung in den Bereichen Sinnes- und Nervenphysiologie sich in letzter Zeit explosionsartig entwickelt hat, hat auch das Interesse an olfaktorischen Systemen in den vergangenen Jahren stark zugenommen. So war es wünschenswert, über die bis heute vorliegenden Ergebnisse eine zusammenfassende Übersicht zur Hand zu haben. Halászs Werk, das in englischer Sprache verfaßt ist, wird diesem Bedarf in vorbildlicher Weise gerecht und bietet einen umfassenden Überblick über den derzeitigen Wissensstand über die olfaktorischen Systeme der Wirbeltiere. Die hauptsächlich strukturell ausgerichtete Monographie behandelt vor allem morphologische und neurochemische Aspekte, die dann mit ausgewählten physiologischen, ontogenetischen und Verhaltensaspekten in Zusammenhang gebracht werden. Zahlreiche gute elektronenmikroskopische Aufnahmen sowie klare, sich auf das Wesentliche konzentrierende Zeichnungen tragen zum Wert des Werkes bei. Ein abschließendes, außergewöhnlich umfangreiches Literaturverzeichnis bietet einen erschöpfenden Überblick über sowohl die ältere als auch die neuere Literatur dieses Fachgebietes.

Sabine von Groll

Lambiris, A. J. L. (1989): *The frogs of Zimbabwe.* Monografie X., Museo Regionale di Scienze Naturali Torino, 246 S., 111 Textabb., 24 Farbtafeln sowie zahlreiche Kartenskizzen.

Das Regionalmuseum für Naturwissenschaften Turin legt hier erneut eine prächtige herpetologische Monographie, nach den Klassikern von Cei über die Anuren und Echsen Argentiniens und dem Werk über die Schlangen Kolumbiens von Perez-Santos & Moreno, vor. Hier fördert die Schriftenreihe erstmalig die afrikanische Herpetologie. Lambiris, aus dem Amateurlager kommend, handelt die 65 in Zimbabwe vorkommenden Froscharten professionell ab und liefert alle bekannten Informationen, auch die ökologisch relevanten. 227 von ihm selbst geschaffene Aquarelle auf 24 Tafeln machen das Werk als Bestimmungsbuch unersetzlich. Insgesamt eine wichtige Zusammenschau der zimbabwischen Froschlurche, die man für weiter nördlich liegende Länder Afrikas leider noch vergebens sucht.

W. Böhme

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 2	S. 143—180	Bonn, Juni 1991

Zur Reptilienfauna Perus nebst Beschreibung eines neuen Anolis (Iguanidae) und zweier neuer Schlangen (Colubridae)

K. Henle & A. Ehrl

Abstract. A herpetological survey of Peru and examination of other material in the collection of the Alexander Koenig Zoological Research Institute and Museum resulted in 104 species of reptiles. When known, ecological data and observations are provided for these specimens. The snakes *Atractus occipitoalbus* and *Oxyrhopus leucomelas* are new records for Peru. *Liophis depressirostris* should be removed from the list of Peruvian reptiles. Two new species, *Anolis albimaculatus* n. sp. (Iguanidae) and *Atractus paravertebralis* n. sp. (Colubridae), and one new subspecies, *Liophis miliaris intermedius* n. ssp. (Colubridae), are described. The iguanid *Tropidurus thoracicus icae* is placed into synonymy of the nominate form. The resolution of some zoogeographical and taxonomical problems requires further intensive studies: snakes of the *Oxyrhopus melanogenys/trigeminus* complex often cannot be determined with certainty. Probably, undescribed species still exist within this group. The recognition of the subspecies *Pseudoeryx plicatilis mimeticus* does not seem to be justified. Two hypothetical natural hybrids between *Neusticurus ecpleopus* and *N. strangulatus* are discussed.

Key words. Reptilia, *Anolis albimaculatus* n. sp., *Atractus paravertebralis* n. sp., *Liophis miliaris intermedius* n. ssp., taxonomy, checklist, ecological notes, distribution, Peru.

Einleitung

Die herpetofaunistische Erfassung Perus hält unvermindert an und ist Gegenstand vieler Untersuchungen. Über Reptilien wurden seit der bisher einzigen Gesamtübersicht von Tschudi (1846) neben zahlreichen Einzelarbeiten auch mehrere Checklisten oder Revisionen von Artengruppen oder Gattungen, deren Verbreitung Peru berührt, veröffentlicht (Carrillo de Espinoza 1970—1987; Dixon & Huey 1970; Etheridge 1970; Uzzell 1970, 1973; Dixon 1973, 1983a+b, 1989; Mertens 1973; Presch 1973; Fritts 1974; Myers 1974, 1982; Dixon & Wright 1975; Williams 1974, 1976; Wermuth & Mertens 1977; Markezich & Dixon 1979; Pritchard 1979; Gallagher & Dixon 1980; Pritchard & Trebbau 1984; Gallagher et al. 1986; Podloucky 1987). Arbeiten, die vor den Squamaten-Katalogen von Peters & Donoso-Barros (1970) und Peters & Orejas-Miranda (1970) erschienen, sind in dieser Literaturzusammenstellung nicht berücksichtigt. Außerdem liegen über einzelne Gebiete Perus Erfassungen von Reptilien vor (Dixon & Soini 1975, 1977; Henderson et al. 1979; Meede 1984; McDiarmid 1979; Pefaur et al. 1978; Lescure & Gasc 1986; Duellman 1987, 1989; Podloucky 1987). Monographien zu benachbarten Gebieten, wie Duellman (1978) und Perez-Santos & Moreno (1988) können für die Bestimmung peruanischer Reptilien hilfreich sein. Doch auch diese umfangreiche Literatur kann nicht darüber hinwegtäuschen, daß unser Wissen über die Verbreitung und Ökologie der Reptilien Perus noch erhebliche

Lücken aufweist. Erst die grundlegende Erforschung der Herpetofauna dieses Landes ermöglicht die Revision einzelner Gruppen.

Einige dieser Lücken zu schließen, war das Ziel einer Forschungsreise von Januar—März 1983, über deren Ergebnisse im Folgenden berichtet werden soll. In unsere Auswertung schlossen wir die gesamte Peru-Sammlung des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn (ZFMK) ein, das von uns auf früheren Kurzreisen sowie von den nachfolgend aufgeführten Sammlern zusammengetragen wurde: R. Dexel (Bonn), W. E. Duellman (Lawrence), A. Hanrieder (Lima), M. Kneller (Buchholz), E. Lenkenhoff (Paderborn), K. H. Lüling (Bonn), P. Medina (Puerto Maldonado), U. Meede (Hamburg), H. Meier (Hamburg), I. Pauler (Mannheim), C. Pilgram (Stuttgart), R. Podloucky (Hannover), C. Prentise (Pucallpa), R. Schulte (Tarapoto), J. Schunke (Pucallpa), J. E. Simons (Lawrence), U. Sinsch (Bonn), S. Topolovsek (Solingen), W. Utke (Stuttgart) und M. Verhaagh (Karlsruhe). In der vorliegenden Arbeit werden unsere Reiserouten und Hauptsammelgebiete kurz vorgestellt, die Fundorte kartographisch dargestellt und die an Reptilien gewonnenen Daten ausgewertet. Auf die gesammelten Amphibien soll an anderer Stelle ausführlich eingegangen werden.

Reiserouten und Hauptsammelgebiete

Von Lima aus unternahmen wir drei Reisen. Im Januar 1983 fuhren wir über Pisco, Abancay und Cuzco nach Puerto Maldonado. Vom 25. 1.—12. 2. 1983 sammelten wir am Rio Tambopata zwischen Puerto Maldonado und Aguajalito. Entlang beider Ufer erstreckte sich Kulturlandschaft, vorwiegend Bananen- und Papayaplantagen, in der Nähe von Puerto Maldonado aber auch Viehweiden (Abb. 1) sowie vereinzelt Sekundärwald. Flußauf, etwa ab Tres Chimbadas, beschränkten sich die Plantagen auf einen schmalen Uferstreifen, hinter dem sich noch relativ ungestörer Primärwald ausbreitete.

Die zweite Reise führte uns in das Erdölcamp Andoas (24.—28. 2. 1983) und nach Iquitos (1.—5. 3.). Abgesehen von Ruderalflächen entlang der Pisten und Camps (Abb. 2) sowie von

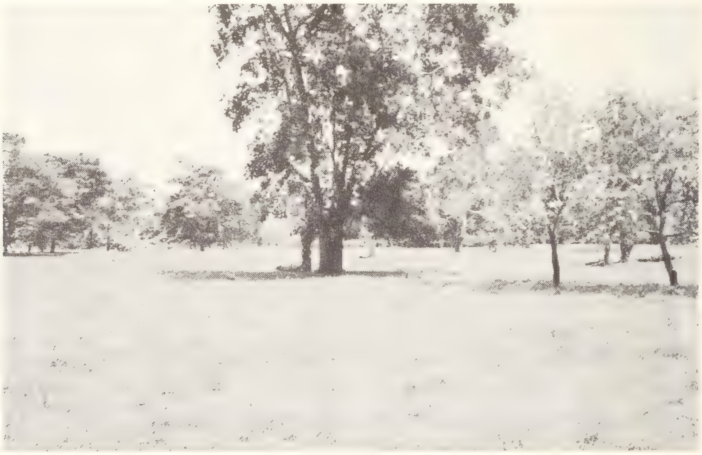
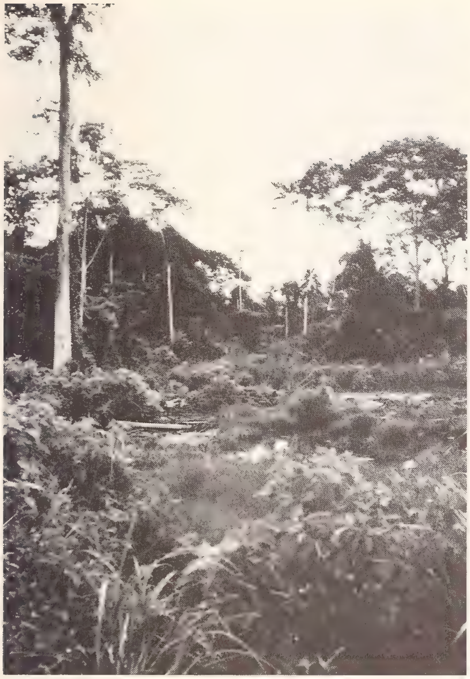


Abb. 1: Viehweiden mit zahlreichen feuchten Senken in Bajo Tambopata. Lebensraum der Reptilien *Gonatodes humeralis*, *Mabuya bistriata*, *Ameiva ameiva*, *Chironius carinatus*, *Dipsas catesbyi*, *Leptophis ahaetulla*, *Oxyrhopus melanogenys* und *Philodryas viridissimus* sowie der Amphibien *Siphonops annulatus*, *Elachistocleis bicolor*, *Leptodactylus bolivianus*, *L. mystaceus*, *L. wagneri*, *Pseudis paradoxa*, *Hyla acreana*, *H. boans*, *H. lanciformis*, *Ololygon cruentomma*, *O. epacrorhina*, *O. rubra*, *Phrynohyas venulosa*, *Phyllomedusa tarsius*, *P. vaillanti* und *Sphaenorhynchus carneus*. Foto: K. Henle.



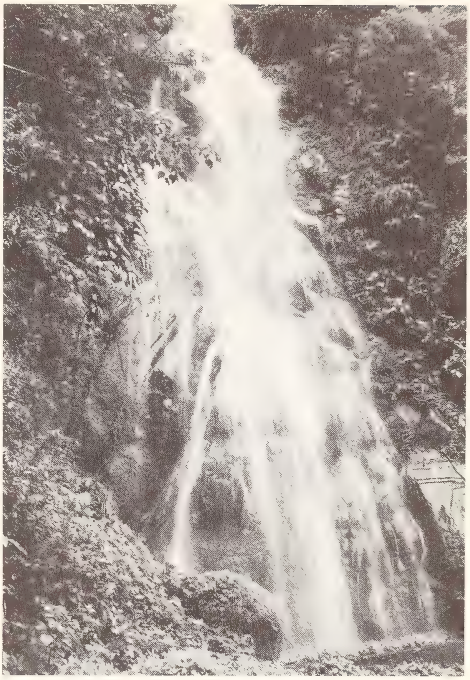


Abb. 2 (links): Kahlschlagfläche mit beginnendem Sekundärwuchs im Regenwald bei Andoas. Lebensraum von *Bothrops atrox* und der Amphibien *Leptodactylus wagneri*, *Lithodytes lineatus*, *Bufo marinus*, *Hyla bifurca*, *H. brevifrons*, *H. lanciformis*, *H. leucophyllata*, *H. parviceps*, *H. punctata*, *H. rhodopepla*, *H. rossaleni*, *H. sarayacuensis*, *H. triangulum*, *Ololygon garbei*, *O. rubra* und *Rana palmipes*. Im angrenzenden Primärwald lebten *Adenomera andreae*, *Ischnocnema quixiensis*, *Leptodactylus pentadactylus* und *Epipedobates pictus*. Foto: K. Henle.

Abb. 3 (rechts): Felsschlucht und Wasserfall in El Boqueron del Padre Abad. Lebensraum der Reptilien *Plica plica*, *Neusticurus ecpleopus*, *Drymoluber dichrous* und *Bothrops bilineatus* sowie der Amphibien *Eleutherodactylus peruvianus*, *Leptodactylus rhodonotus*, *Bufo marinus*, *B. typhonius*, *Epipedobates pictus*, *Hyla aperomea*, *H. fasciata*, *H. parviceps*, *H. phyllognatha*, *Ololygon garbei*, *O. rubra* und *Osteocephalus elkejungingerae*. Die Reptilien *Ameiva ameiva* und *Mabuya bistriata* leben an etwas trockeneren Standorten auf Ruderalflächen entlang der Straße durch diese Schlucht. Foto: A. Ehrl.

wenigen kleinen Plantagen im Dorf Andoas befand sich noch überall Primärwald. In der Umgebung von Andoas und Capahuari Sur war der Primärwald jedoch stark mit Öl verseucht. Die größeren Gewässer waren zumeist mit einer Ölschicht überzogen.

Auf der dritten Reise fuhren wir auf der Carretera Central über Junin, Huanuco und Tingo Maria nach Pucallpa. Größere Aufsammlungen wurden vor allem im Bosque Nacional Alexander von Humboldt sowie in El Boqueron del Padre Abad (Abb. 3) vorgenommen. Der Bosque Nacional ist eines der letzten ausgedehnteren Primärwaldgebiete im Westen der Provinz Pucallpa. Gruben entlang der Piste zum Hauptquartier erwiesen sich als ergiebige Fallen für Amphibien. El Boqueron ist der engste Bereich eines Tales, durch das sich ein Zufluß zum Rio Aguaytia von der Cordillera Azul zum Rand des Amazonasbeckens hindurchzwängt. Feuchte Felswände mit Spritzwasser und epiphytischer Vegetation sowie Nebelwälder und hohe Niederschläge charakterisieren das Gebiet. Während noch 1978 nur wenige Plantagen am Ausgang der Schlucht existierten, waren 1983 fast entlang der ganzen Straße durch die Cordillera Azul mit Ausnahme der engsten Bereiche der Schlucht Plantagen (vorwiegend Teeanbau) angelegt.

Im August/September 1978 wurden außer in El Boqueron noch einzelne Sammlungsstücke aus dem Paramo (Huascaran-Nationalpark und Titicacasee) und aus der Wüste bei Arequipa zusammengetragen. Im Verlauf der oben erwähnten Reisen wurden fast alle Klima- und Vegetationszonen Perus durchfahren (Abb. 1—6). Schwerpunktmäßig sammelten wir jedoch im Amazonasbecken.

Liste der Fundorte

Die Lage der Fundorte ist auf einer Karte (Abb. 7) eingetragen. Soweit uns bekannt, fügen wir zu jedem Fundort eine Höhenangabe (in m über NN) in Klammern hinzu. Die Schreibweise der Fundorte richtet sich nach der Mapa General del Peru.

1) Trujillo (34)
2) Andoas
3) Iquitos (106)
4) Quista Cocha (110)
5) Rio Pacaya, Unterlauf
6) Bretaña
7) „zwischen Iquitos und Pucallpa" (nicht eingetragen)
8) 60 km W von Iquitos
9) Tarapoto (≈500)
10) 80 km S von Yurimaguas
11) Chasuta (≈500)
12) Lachay (<100)
13) Pampa Libre (<100)
14) Chancay (<100)
15) Ancon (<100)
16) Lima (154)
17) La Merced (1200)
18) Tingo Maria (640)
19) „Cordillera Azul bei Tingo Maria"
20) Divisoria, Cordillera Azul (1650)
21) zwischen Divisoria und Boqueron
22) Boqueron del Padre Abad (≈1000)
23) La Pampa de Sacramento
24) Rio Neshuya
25) km 34 der Straße von Pucallpa nach Tingo Maria (nahe Campo Verde)
26) Laguna Yarinacocha (200)
27) Pucallpa (200)
28) Laguna Pacacocha (200)
29) Panguana (am Rio Llullapichis) (260)
30) 40 km S Lima
31) Pisco (0)
32) Paracas (10)
33) Islas de Chinca (<50)
34) Ica (406)
35) 29 km NO von Abancay
36) Abancay (2378)
37) Kotosh
38) Rio Picha
39) Saqsayhuaman, Cuzco (3450)
40) Rio Waykimi
41) Puerto Maldonado
42) Bajo Tambopata
43) Tres Chimbadas
44) Aguajalito.

Ergebnisse

Das gesammelte Material wird nachfolgend in systematischer Reihenfolge vorgestellt und diskutiert. Es befindet sich in der herpetologischen Sammlung des Zoologischen Forschungsinstitutes und Museums Alexander Koenig, Bonn (ZFMK). (Das vorschriftsmäßig am Museum Javier Prado, Lima [MJP], hinterlassene Material konnte aus logistischen Gründen nicht berücksichtigt werden.) Insgesamt handelt es sich um 338 Exemplare von 104 Reptilienarten. In der folgenden Liste werden zu jeder Art zuerst die Gesamtzahl der Belegexemplare und dann die Nummern der Fundorte (Abb. 7) mit den Registernummern des dort gesammelten Materials aufgeführt, auf das sich die anschließenden Daten beziehen.

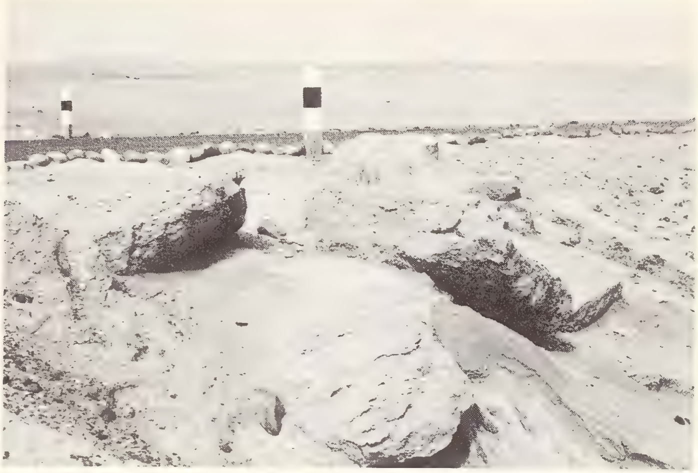


Abb. 4: Küstenwüste bei Paracas. Fundort von *Tropidurus peruvianus*. Foto: A. Ehrl.

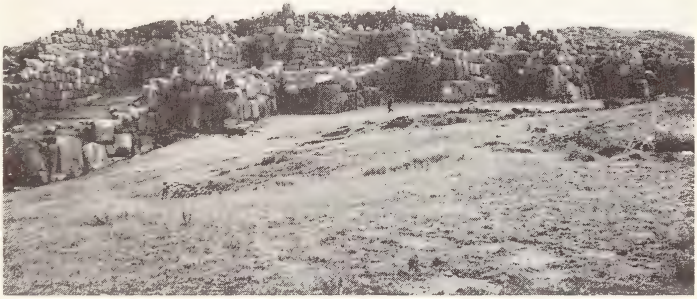


Abb. 5: Ruinen von Saqsayhuaman bei Cuzco im andinen Hochland. *Proctoporus bolivianus* und *Tachymenis peruviana* wurden in dichten Pflanzenbeständen zwischen den Ruinen gefunden. Foto: K. Henle.

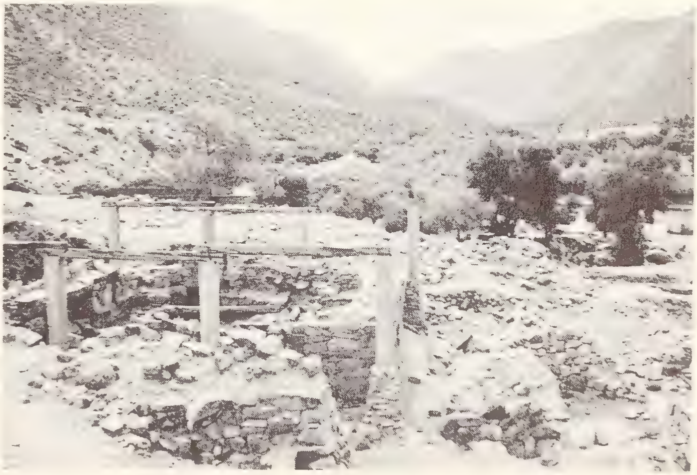


Abb. 6: Ruinen von Kotosh in einem interandinen Tal mit trockenem mediterranem Klima. *Stenocercus cupreus* und *Bufo trifolium* lebten zwischen den Ruinen, letztere und eine unbeschriebene *Colostethus*-Art ebenso in der feuchteren Talsohle. Foto: K. Henle.

Chelidae

Chelus fimbriatus (Schneider, 1783)
Lebende Exemplare wurden auf dem Markt von Iquitos angeboten, jedoch ließ sich deren genaue Herkunft nicht ermitteln.

Phrynops geoffroanus tuberosus (Peters, 1870)
1 Ex. — 41: ZFMK 38901. — Ein subadultes Individuum, bei dem die beiden Lateralkiele nur schwach ausgeprägt sind; die Kopfoberseite ist nicht schwarz mit weißer Zeichnung (siehe Pritchard 1979), sondern grau mit schwarzen Streifen. Im Sommer sollen 12—15 Eier am Ufer der Flußoberläufe abgelegt werden (Medina, pers. Mitt.). Erst vier Nachweise dieser Art liegen bisher für Peru vor (Pritchard & Trebbau 1984; Podloucky 1987).

Phrynops gibbus (Schweigger, 1812)
2 Ex. — 3: ZFMK 41150-1. — In der näheren Umgebung von Iquitos gefangen.

Cheloniidae

Chelonia mydas japonica (Thunberg, 1787)
Ca. 100 Ex. — 31: Fotobelege. — Die Suppenschildkröte wurde 1983 noch regelmäßig von Fischern angelandet, auf dem Markt von Pisco verkauft und in Restaurants angeboten. Panzerreste, Schädel und Kadaver pflastern den Strand in der Umgebung der Landestelle. Carrillo de Espinoza (1970) erwähnt die Schildkröte erstmals für Peru, allerdings als *C. m. agassizzii*; *japonica* hat jedoch Priorität über *agassizzii* (Wermuth & Mertens 1977).

Dermochelyidae

Dermochelys coriacea Linnaeus, 1766
1 Ex. — 32: Fotobeleg. — Ein Panzerrest am Strand angetrieben. Nur wenige Belege sind aus Peru bekannt (Carrillo de Espinoza 1970); auch nach Auskunft lokaler Schildkrötenfischer sucht die Lederschildkröte nur sehr selten peruanische Gewässer auf.

Pelomedusidae

Podocnemis expansa (Schweigger, 1812)
1 Ex. — 5: ZFMK 41469. — Jungtier mit deutlicher Jugendfärbung.

Podocnemis unifilis Troschel, 1848
1 Ex. — 27: ZFMK 36278. — Jungtier mit deutlicher Jugendfärbung. Am Rio Tambopata beobachteten wir zwischen Bajo Tambopata und Aguajalito während einer zweistündigen Flußfahrt 14 adulte Exemplare, die sich im Uferbereich auf von der überhängenden Vegetation halb verdeckten Ästen sonnten. Die Tiere waren sehr scheu. In Andoas wurden Adulti von Indios an großen Flüssen gefangen und die Eier während der Legezeit (Juli—August) an sandigen Flußufern gesammelt. In Salzwasser konservierte Eier wurden 1983 mit 7000 Soles/kg gehandelt. Die Gelege sollen 20—30 Eier umfassen (Medina, pers. Mitt.).

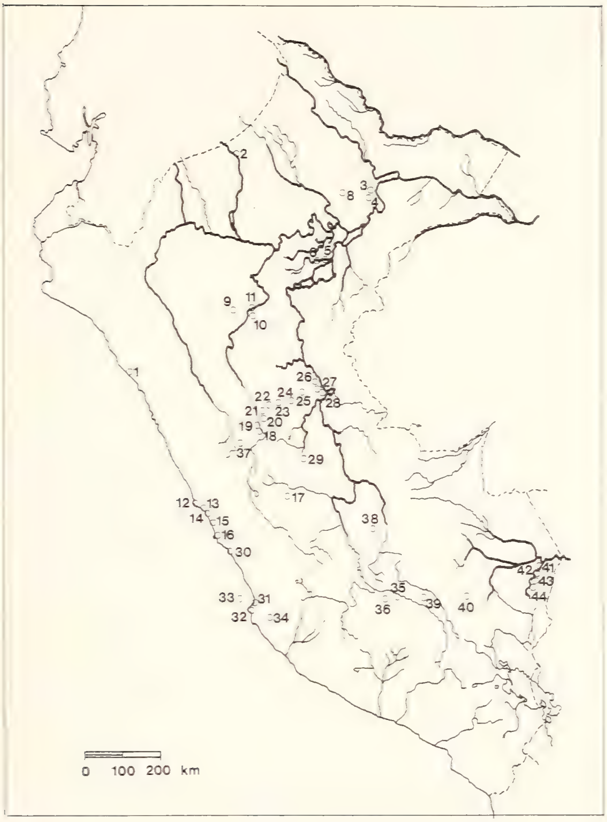

2
3
8
4
6
5
9
11
10
1
26
27
22
24
25
28
21
23
19
20
18
37
29
17
12
13
14
15
16
30
38
42
41
43
44
33
31
35
32
34
36
39
40
0 100 200 km

Abb. 7: Geographische Lage der Fundorte (siehe Text für Fundortnumerierung).

Testudinidae

Geochelone denticulata (Linnaeus, 1766)

Am Rio Waikimi und im Madre de Dios-Hafen von Puerto Maldonado fanden wir die Rückenpanzer je eines adulten Tieres, die vermutlich der menschlichen Ernährung gedient hatten (vgl. Carrillo de Espinoza 1970). In Restaurants und auf dem Markt von Pucallpa wurden sie 1983 trotz gesetzlichem Schutz noch regelmäßig angeboten.

Alligatoridae

Caiman crocodilus crocodilus (Linnaeus, 1758)

1 Ex. — 42: ZFMK 33338. — Wenige Exemplare in einem stark bewachsenen Altarm des Rio Tambopata. Obwohl die Jagd seit 1973 verboten ist, fanden wir 1983 ein ausgestopftes Tier in einem Schaufenster in Puerto Maldonado. Auf der Isla Padre bei Iquitos wurde von der Forstbehörde ein Gelege mit 22 Eiern gefunden, aus dem 15 Jungtiere schlüpften (Moya, pers. Mitt.).

Melanosuchus niger (Spix, 1825)
Fotobeleg von einem in einem Schaufenster in Puerto Maldonado ausgestellten, ausgestopften Exemplar, das in der Umgebung geschossen wurde. Im Gebiet um Puerto Maldonado ist *M. niger* wesentlich seltener als *C. crocodilus* (Medina, pers. Mitt.), jedoch erwähnt McDiarmid (1979) eine recht große Population am Rio Tambopata. Auf der Isla Padre bei Iquitos ist der Mohrenkaiman sehr selten (Moya, pers. Mitt.).

Gekkonidae

Gonatodes hasemani Griffin, 1917
1 Ex. — 40: ZFMK 38883. — Am Tage bei leichtem Regen auf einer Straßenmauer am Rande von Sekundärwald aktiv. Bisher ist dieser Gecko in Peru nur aus dem Tambopata Reservat bekannt (McDiarmid 1979).

Gonatodes humeralis (Guichenot, 1855)
10 ♂, 9 ♀ — 9: ZFMK 40681, 41361, 46447-8; 11: ZFMK 30912-5; 29: ZFMK 35239-40, 41837-8; 41: ZFMK 33351, 35832; 42: ZFMK 34235, 38897-900. — In Weiden und Plantagen an Baumstämmen und in Astgabeln. Hoogmoed (1973) gibt eine Übersicht zum heutigen Kenntnisstand der Ökologie dieser Art. Weibchen ZFMK 38900 ist ungewöhnlich stark gefleckt.

Hemidactylus mabouia (Moreau de Jonnès, 1818)
23 Ex. — 3: ZFMK 38893-4; 7: ZFMK 37924-32; 9: ZFMK 30586-8; 18: ZFMK 38888, 39782; 27: ZFMK 29330, 38884-7, 46701; 29: ZFMK 30585. — An oder in Häusern größerer Dörfer und Städte sowie an einem Gartenpfahl; nachts an beleuchteten Wänden auf Jagd. Käfer, Wanzen, Schaben, eine Ameise sowie die eigene (?) Haut wurden im Kot nachgewiesen. Jungtiere und ein aus vier Eiern bestehendes Gemeinschaftsgelege fanden wir im März. Kluge (1969) berichtet, daß diese Art entlang dem Amazonas etwa bis Pucallpa vorgedrungen sei. Vanzolini (1978) belegt sie erstmals auch für den Einzugsbereich des Rio Huallaga. Wir konnten diesen Gecko erstmals auch für den Oberlauf dieses Flusses nachweisen: in Tingo Maria beobachteten wir ihn 1983; 1978 wurde er trotz ausgiebiger Suche nicht entdeckt, was auf eine relativ junge Einwanderung hindeutet. In Andoas am Rio Pastaza dürfte er mit ziemlicher Sicherheit noch fehlen.

Phyllodactylus gerrhopygus (Wiegmann, 1835)
1 Ex. — 34: ZFMK 27649.

Phyllodactylus lepidopygus (Tschudi, 1845)
1 Ex. — 16: ZFMK 40516.

Phyllodactylus microphyllus Cope, 1876
8 Ex. — 13: ZFMK 37933-40. — Syntop mit *Tropidurus thoracicus* in der Sandwüste; tagsüber unter Steinen, Knochen und Pflanzen (*Tillandsia* sp.) verborgen.

Thecadactylus rapicauda (Houttuyn, 1782)
1 Ex. — 4: ZFMK 38895.

Iguanidae

Anolis albimaculatus n. sp. (Abb. 8)

Holotypus: ZFMK 34263, ♀, leg.: R. Schulte, IV. 1981.

Terra typica: Ostperu; Cordillera Azul östlich von Tingo Maria; Divisoria; in 1700 m NN.

Diagnose: Aufgrund der fehlenden Querfortsätze der Wirbel, der breiten Lamellen unter den Phalangen 2—3 der Zehen, der glatten Ventralschuppen sowie der einheitlichen dorsalen Beschuppung (ohne auffällig vergrößerte, flache Schuppen in der Rückenmitte oder auf dem Kopf) gehört *Anolis albimaculatus* in die *punctatus*-Gruppe (sensu Williams 1976), von der bisher vier Arten, *A. boettgeri*, *A. dissimilis*, *A. punctatus* und *A. transversalis*, aus dem Amazonasbereich Perus bekannt sind (Williams 1974; Carrillo de Espinoza 1983a). Von *A. dissimilis* und *A. boettgeri* unterscheidet sich *A. albimaculatus* durch die von weißen Flecken begrenzten braunen Rückenquerbänder und die relativ große Ohröffnung, die bei *A. albimaculatus* größer als das Interparietale ist, bei den beiden anderen Arten dagegen kleiner. Von *Anolis boettgeri* unterscheidet sich *A. albimaculatus* durch fehlenden orangen Lateralstreifen und das Vorhandensein großer weißer Flecken postral zu den braunen Rückenquerbändern. Außerdem besitzt *A. albimaculatus* 21 Lamellen unter den Phalangen II und III der vierten Zehe, *A. boettgeri* dagegen nur 18—19. Wie *A. transversalis* besitzt *A. albimaculatus* eine relativ große Ohröffnung und eine deutliche Querbänderung des Rückens auf dunkelbraunem Grund. Bei *A. albimaculatus* sind die

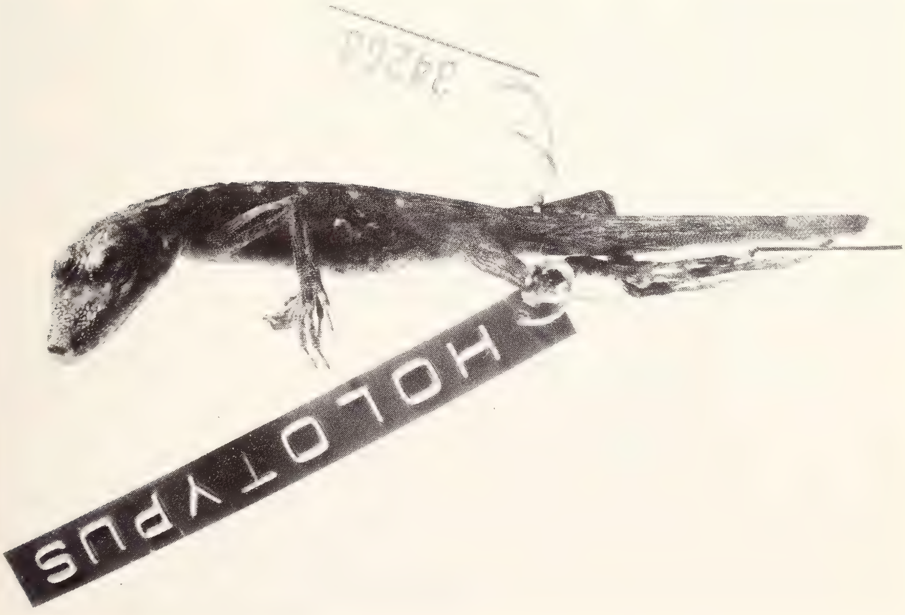


Abb. 8: Holotypus von *Anolis albimaculatus*. Foto: E. Schmitz.

dunklen Rückenquerbänder jedoch breit, auf den Rücken begrenzt und verlaufen höchstens andeutungsweise schräg nach hinten, während *A. transversalis* schmale Querbänder besitzt, die sich auf die Flanken erstrecken und deutlich schräg nach hinten verlaufen; außerdem fehlen weiße Flecken postral zu den Querbändern bei *A. transversalis.*

A. albimaculatus unterscheidet sich auch von allen anderen amazonischen Arten der *punctatus*-Gruppe durch die namensgebenden großen weißen Flecken, die auf der Rückenmitte die breiten braunen Querbänder postral begrenzen. Abgesehen von *A. nigropunctatus* unterscheidet er sich außerdem von allen diesen Arten durch eine relativ große Ohröffnung; sie ist deutlich größer, bei den übrigen Arten dagegen kleiner als das Interparietale. Wie bei *A. chaquetae* und *A. nigropunctatus* ist die dorsale Grundfärbung von *A. albimaculatus* dunkelbraun mit auffälliger Querbänderung, während sie bei den übrigen Arten grün bis strohfarben und ohne deutliche Querbänderung ist; doch fehlt bei *A. albimaculatus* die schwarze Vertebrallinie von *A. chaquetae*, von dem er sich außerdem durch breitere Kinnschilder unterscheidet. *Anolis albimaculatus* unterscheidet sich von *A. nigropunctatus* außer durch die hellen Rückenflecken durch ein breiteres Kinnschild und durch das Fehlen einer merklich vergrößerten Vertebralschuppenreihe.

Von den nicht im Amazonas-Gebiet vorkommenden Arten der *punctatus*-Gruppe unterscheidet sich *A. albimaculatus* durch die Färbung von *A. jacare* (meist mit hellbrauner Vertebrallinie, Rücken marmoriert), *A. chocorum* (dorsal grün und weiß gepunktet, ventral grau-weiß gepunktet) und *A. peraccae* (dorsal grau- bis rotbraun marmoriert und gefleckt), durch ungekielte Ventralia von *A. chloris*, durch aneinanderstoßende supraorbitale Schuppenhalbkreise von *A. fasciatus* (Halbkreise durch zwei Schuppenreihen getrennt) und durch die größere Ohröffnung von *A. festae* (Ohröffnung kleiner als Occipitale); bei *A. festae* sind außerdem mindestens zwei Vertebralschuppenreihen auffällig vergrößert. *Anolis gemmosus* wurde von Williams & Duellman (1984) in die *aequatorialis*-Gruppe übergestellt.

Anolis albimaculatus ist von den nicht zur *punctatus*-Gruppe gehörenden peruanischen *Anolis*-Arten (*bombiceps*, *chrysolepis*, *fuscoauratus*, *laevis*, *ortonii* und *trachyderma*) (Carrillo de Espinoza 1983a) durch die besonders in lateraler Ansicht wesentlich längere Schnauze mit erhobenen Nasenöffnungen leicht zu unterscheiden.

Beschreibung: Kopf in Lateralansicht deutlich langgestreckt und Nasenöffnungen merklich erhöht. Schuppen flach, undeutlich gerunzelt. Zwischen den zweiten Canthalia befinden sich quer über die Schnauze 8 Schuppen; 6 Schuppen begrenzen den Hinterrand des Rostrale. Die Nasalia sind als Circumnasalia ausgebildet und durch eine Schuppe vom Rostrale getrennt; 8 Schuppen liegen zwischen den Supranasalia. Die supraorbitalen Schuppenhalbkreise stoßen in der Mitte aneinander. Die Supraocularschilder variieren in der Größe nur geringfügig und bilden keine auffällige Supraocularplatte aus. Ein langes Supraciliarschild wird postrad durch kleine granuläre Schuppen fortgesetzt. Der Canthus rostralis ist schwach, aber erkennbar ausgeprägt; 6 Canthalia und 4 Lorealschilderreihen aus ca. 68 bzw. 45 Lorealia sind auf beiden Seiten vorhanden. Die leicht geschwollene Schnauze überragt die Unterlippe etwas. Die Temporalia und Supratemporalia sind granulär. Das Interparietale ist wesentlich kleiner als die große runde Ohröffnung und von vergrößerten Schuppen umgeben; seine Vorderspitze berührt gerade noch den supraorbitalen Schuppenhalbkreis. Das Interparietale ist durch zwei Schuppenreihen aus je einer stark und 4 bzw. 5 schwach vergrößerten Schuppen von den Nackenschildern getrennt. Von den schwach gekielten Subocularen stehen 3 in Kontakt mit den Supralabialia; antrad gehen sie langsam in die Lorealschilder über. Von den 8 vergrößerten Supralabialia liegt das 6. unter der Augenmitte. Jede Hälfte des halb geteilten Mentales ist geringfügig breiter als tief; das ganze berührt 6 Kehlschilder. Die Sublabialia sind wenig differenziert: rechts und links sind je zwei Schilder etwa 1,5x bzw. 2x so groß wie die medial sich anschließenden Postmedialia. Nur das erste dieser Schilder steht mit den Infralabialia in Kontakt. Die Gularschilder nehmen lateral wesentlich an Größe zu. Ein Kehllappen fehlt.

Die Rückenschuppen sind kaum größer als die Flankenschuppen. Eine merklich vergrößerte Vertebralschuppenreihe und ein Rückenkamm fehlen, doch können einzelne Vertebralschuppen geringfügig vergrößert sein. Die Flankenschuppen sind klein und durch nackte Haut leicht voneinander getrennt. Die glatten subimbricaten Ventralschuppen sind größer als die glatten Dorsalschuppen. Die Beinschuppen sind proximal granulär, distal auffällig vergrößert und stark gekielt. Die Supradigitalschuppen sind mehrfach gekielt. Unter den Phalangen II und III der vierten Zehe befinden sich 21 Lamellen. Die Haftscheiben der Zehen überlappen die Phalange I. Die dorsalen und ventralen Schuppen des seitlich stark zusammengedrückten Schwanzes sind auffällig gekielt. Ein Schwanzkamm und Postanale fehlen.

Maße: KRL 53 mm, SL 37 mm (unvollständig).

Färbung im Alkohol: Die dorsale Grundfärbung ist braun. Die breiten, chevronartigen, schwarzbraunen Querbänder der Rückenmitte greifen nicht auf die Flanken über; sie sind postral durch weißliche Streifen begrenzt. Ein dunkelbraunes Band zieht vom Nacken zum Auge; je ein dunkles Band steht zwischen den Augen und zwischen den Nasenöffnungen; letzteres setzt sich auf dem Canthus rostralis fort. Ein heller Streifen zieht von den Augen quer über den Kopf. Eine erkennbare Zeichnung fehlt auf den schwarzbraunen Flanken. Die Arme und Beine sind dorsal quergebändert. Die Rückenzeichnung erstreckt sich auch auf den Schwanz. Die Ventralfärbung ist schmutzigweiß mit feinen hellbraunen Flecken oder Längsstrichen, die auf Kehle, Armen und Beinen besonders zahlreich sind.

Lebensraum: Nähere Angaben zum Fundort fehlen, doch besteht die ursprüngliche Vegetation in der Cordillera Azul aus sehr feuchten, submontanen Nebelwäldern, wurde aber inzwischen auf weiten Strecken in Tee- oder Kaffeeplantagen umgewandelt.

Anolis chrysolepis scypheus Cope, 1864
1 Ex. — 5: ZFMK 41147. — Auf Baumstamm am Flußufer.

Anolis dissimilis Williams, 1978
Ein adultes Männchen auf einem umgefallenen Baumstamm im Primärwald bei Aguajalito beobachtet.

Anolis fuscoauratus fuscoauratus D'Orbigny, 1837
6 Ex. — 10: ZFMK 34293-4; 29: ZFMK 41836; 41: ZFMK 34236-7; 43: ZFMK 38896. — Im Primärwald an Baumstämmen bis in 4 m Höhe tagaktiv. Nachts wurde ein *Anolis* auf einem Blatt in 1 m Höhe kopfabwärts schlafend angetroffen. Mehrere Exemplare waren auch in einer Bananenplantage trotz Regens am Boden aktiv. Die Kielung der Kopfschuppen ist bei allen Individuen nur schwach ausgeprägt.

Anolis ortonii Cope, 1868
2 Ex. — 18: ZFMK 29998-9. — In einem Botanischen Garten am Fuß von Baumstämmen in maximal 1 m Höhe.

Ctenoblepharis adspersus Tschudi, 1845
1 Ex. — 12: ZFMK 38907. — Syntop mit *Tropidurus thoracicus*.

Enyalioides palpebralis Boulenger, 1883
1 Ex. — 29: ZFMK 41835. — Zur Verbreitung und Ökologie dieser sehr seltenen Art siehe Meede (1984).

Iguana iguana (Linnaeus, 1758)
1 Ex. — Rio Ucayali, Iquitos-Provinz: ZFMK 2776.

Liolaemus multiformis (Cope, 1876)
Ein Exemplar wurde bei leichtem Schneefall am Eingang einer Höhlung am Straßenrand im Parque Nacional Pampa Galeras beobachtet.

Plica plica (Linnaeus, 1758)
4 Ex. — 5: ZFMK 2775; 18: ZFMK 27646; 22: ZFMK 38878; 41: ZFMK 34232. — An Baumstämmen im Primärwald. Ein Jungtier wurde im April gesammelt.

Plica umbra ochrocollaris (Spix, 1825)
3 Ex. — 42: ZFMK 34233, 38869-70. — Je ein Tier im Sekundärwald in 1,5 m Höhe an einem Stamm bzw. auf einem Ast gefangen. Ein Exemplar schlief nachts auf einem 1 cm dicken Ast über einem Altarm des Rio Tambopata. Im Kot fanden wir ca. 100 3—5 mm lange Ameisen (Formicidae). Auch Duellman (1978) fand als Hauptnahrung dieser Art Ameisen.

Polychrus liogaster Boulenger, 1908
1 Ex. — 41: ZFMK 34230. — Die Ventralia sind nur vor dem Hinterbeinansatz leicht gekielt. Der Kehllappen ist weit stärker ausgeprägt als bei *P. marmoratus* und die Schuppen im Praefrontal/Frontonasalbereich sind größer. In Peru bisher nur aus Chanchamayo bekannt (Boulenger 1908).

Polychrus marmoratus (Linnaeus, 1758)
2 Ex. — Provinz Pucallpa: ZFMK 38871-2.

Stenocercus apurimacus Fritts, 1972
3 Ex. — 36: ZFMK 39702-3. — Auf Ödlandflächen mit Zwergsträuchern, Stauden und Steinhaufen im Stadtrandgebiet sehr häufig. Büsche und Hohlräume unter Steinen dienten als Verstecke. Jungtiere fanden wir im März. Ein Leguan wurde dem Magen einer Schlange, *Tachymenis peruviana*, entnommen. Dieser Leguan ist auf ein sehr kleines Gebiet in Peru beschränkt (Fritts 1974).

Stenocercus cupreus Boulenger, 1885
4 Ex. — 37: ZFMK 38889-92. — Trotz starker Bewölkung und zeitweise leichtem Regen in Ruinen aktiv. Jungtiere fanden wir im März.

Stenocercus roseiventris Duméril & Bibron, 1837
1 Ex. — Provinz Pucallpa: ZFMK 38873.

Tropidurus koepckeorum (Mertens, 1956)
1 Ex. — 15: ZFMK 27652. — In Litoralwüste. Das Taxon wurde von Dixon & Wright (1975) in Artrang erhoben.

Tropidurus occipitalis Peters, 1871
10 Ex. — 1: ZFMK 37956; ohne näheren Fundort: ZFMK 44295-303.

Tropidurus peruvianus peruvianus (Lesson, 1826)
12 Ex. — 16: ZFMK 29307-9, 29313-7, 32093; 30: ZFMK 27650; 32: ZFMK 38882; 33: ZFMK 21407. — In Sandwüste mit großen Steinen, die Unterschlupf boten, sowie in Schotterhaufen am Straßenrand.

Tropidurus theresiae Steindachner, 1902
1 Ex. — 30: ZFMK 30589.

Tropidurus thoracicus thoracicus (Tschudi, 1845)
31 Ex. — 12: ZFMK 38902-6; 13: ohne Belege; 14: ZFMK 37941-55; 15: ZFMK 27651; 16: ZFMK 29304-6, 29310-2, 29323-4, 30547, 32094; 32: Fotobeleg. — In Strandnähe im Schatten von Dattelpalmen sowie in den dichten, stacheligen Ausläufern von Dünengräsern. Jungtiere beobachteten wir im August. In der Umgebung Limas lebt er sympatrisch mit *T. peruvianus.* Dixon & Wright (1975) beschreiben eine neue Unterart, *T. t. icae* nach 12 Exemplaren aus Ica. Als Unterscheidungsmerkmal gegenüber der Nominatform nennen sie diffuse schwarze Streifen auf der Kehle und dunkle Bauchpigmentierung (Nominatform ventral einheitlich weiß). Von allen unseren Fundorten aus dem Verbreitungsgebiet der Nominatform liegt mindestens ein Individuum mit diffusen Kehlstreifen vor, zum Teil überwiegen solche Exemplare sogar. Bei drei Tieren ist zusätzlich fast der ganze Bauch dunkelgrau pigmentiert. Wir fassen daher *icae* als synonym zur Nominatform auf.

Tropidurus tigris (Tschudi, 1845)
5 Ex. — 16: ZFMK 29318-22. — Sympatrisch mit *T. peruvianus.* Alle Individuen weisen die diagnostische Kehlfärbung auf. Entgegen den Angaben von Dixon & Wright (1975) finden wir jedoch keinen Unterschied zu *T. peruvianus* in der Armbeschuppung; nur Exemplare am entgegengesetzten Ende der Variationsbreite beider Arten unterscheiden sich in diesem Merkmal.

Scincidae

Mabuya bistriata (Spix, 1825)
4 Ex. — 6: ZFMK 27379; 22: Sichtungen; 29: ZFMK 30585; 41: ZFMK 34234; 42: ZFMK 34231; 44: zahlreiche Sichtungen. — Besonders häufig in Bananenplantagen sowie am Steilufer des Rio Tambopata; in der Allee entlang eines Altarmes, der durch Weiden führt; im Primärwald an Pona-Wurzeln; sowie in Geröllhalden im Nebelwald. Vorbehaltlich einer vollständigen Revision folgen wir der Auffassung von Rebouças-Spieker (1981 a, b) und bezeichnen die amazonischen Populationen dieser Artengruppe als *M. bistriata.*

Teiidae

Alopoglossus angulatus (Linnaeus, 1758)
3 Ex. — 29: ZFMK 41359, 41840-1. — Hoogmoed (1973) revalidiert den linneischen Namen und stellt *Leposoma carinicaudatum* in dessen Synonymie. Meede (1984) publiziert ökologische Daten zu diesen Tieren, die sie als *A. copii* fehlbestimmte. Erst 1986 wurde *A. copii* durch Lescure & Gasc aus Peru (Loreto: Colonia) nachgewiesen.

Alopoglossus atriventris Duellman, 1973
1 Ex. — 8: ZFMK 49113. — Das Weibchen wurde im September im Regenwald gesammelt. Es enthielt 2 Eier. Nur wenige Fundorte sind bisher aus Peru bekannt (Duellman 1973).

Ameiva ameiva Linnaeus, 1758
5 ♂, 8 ♀ — 3: zahlreiche Sichtungen; 26: ZFMK 27648; 29: ZFMK 41839; Provinz Pucallpa: ZFMK 38864; 41: ZFMK 33340-2, 38865-7; 42: ZFMK 34238-40, 38868. — Häufig auf Kulturflächen und an Ufern großer Flüsse; entlang des Rio Tambopata von Puerto Maldonado bis Aguajalito, in Aguajalito entlang eines Pfades auch in den Primärwald vordringend, jedoch im Innern von Primärwald fehlend. Am Straßenrand zwischen Pucallpa und San Alejandro beobachteten wir *A. ameiva* regelmäßig. Entlang dieser Straße ist sie auch schon bis El Boqueron del Padre Abad vorgedrungen, wo wir sie erstmals 1983 nachweisen konnten; 1978 wurde sie hier trotz wesentlich besserer Wetterbedingungen nicht gefunden.

Auf der Plaza de Armas in Puerto Maldonado wurde das Verhalten eingehend beobachtet. Die Tiere begannen zwischen 8.00—8.30 h ihre Aktivität. Bei länger anhaltender Bedeckung verblieben sie in ihren Verstecken in Spalten unter den betonierten Fußwegen. Nahrung suchten sie vorwiegend auf blankem Boden am Rande von Rasenflächen. Dabei waren sie mit abwärts gerichtetem Kopf stets in Bewegung. Gelegentlich wurden kurze Sprints bis zu 2 m eingelegt, die manchmal benachbarte Individuen zur Nachahmung anregten. Während der Futtersuche wurde der Kopf ruckartig leicht seitlich zur Körperlängsachse auf den Boden gedrückt und mit der Zunge der Boden geprüft, pro Sekunde 0,42—1,37 ($\bar{x}$ = 0,74, n = 11) mal. Gelegentlich folgte ein Graben mit den Vorderbeinen, Futteraufnahme oder Prüfen der Erde mit der Zunge und Fortsetzung der Nahrungssuche. Überwiegend wurde die Nahrung jedoch von Grashalmen oder der Bodenoberfläche abgelesen, doch fanden auch Jagdversuche mit aufgerichteten Vorderbeinen nach Schmetterlingen statt. Die Ameiven nahmen vorwiegend kleine Insekten auf, insbesondere Heteroptera und Formicidae, einmal eine Raupe. Im Kot fanden wir außerdem einen Käfer. *A. ameiva* gilt als Nahrungsopportunist (Duellman 1978).

Bei der Nahrungssuche durchstreiften die Ameiven ein Gebiet von ca. 10—15 m Radius. Antagonistische Interaktionen traten nur einmal zwischen zwei gleichgroßen Männchen auf. Sie stellten sich mit der Breitseite in Körperabstand parallel zueinander. Nach kurzem Drohschnappen rannten sie in entgegengesetzte Richtungen davon. Kleinere Exemplare weichen bei der Annäherung größerer Individuen mit gekrümmtem Schwanz aus. Exklusive Territorien bestehen allerdings nicht. „Treteln", das auch schon von der Nachbargattung *Cnemidophorus* beschrieben wurde

(Stamps 1977) und bei Lacertiden als Beschwichtigungsgeste auftritt (Kramer 1937), wurde mehrfach als Übersprungshandlung beobachtet, wenn sich die Ameiven nicht zwischen Futtersuche und Flucht entscheiden konnten.

Die beobachteten Verhaltensweisen stimmen mit denen von *A. quadrilineata* überein (vgl. Hirth 1963) und entsprechen dem für Teiiden allgemein bekannten Schema (Stamps 1977).

Bachia trinasale vermiformis (Cope, 1874)
1 Ex. — Ostperu: ZFMK 22967. — Der Fundort des von Lüling gesammelten Tieres kann nach seinen unveröffentlichten Reisenotizen aufgrund des Funddatums auf das Gebiet zwischen Iquitos und Rio Pacaya eingeschränkt werden. Aus diesem Gebiet ist die Art bereits bekannt (Dixon & Soini 1975). Dixon (1973) stellt das Taxon *vermiformis* als Unterart zu *B. trinasale.*

Cercosaura ocellata bassleri Ruibal, 1952
2 Ex. — 29: ZFMK 41145-6. — Meede (1984) publiziert ökologische Daten zu den von ihr gesammelten Exemplaren.

Dicrodon guttulatum Duméril & Bibron, 1839
2 Ex. — Ohne näheren Fundort: ZFMK 44293-4.

Dicrodon heterolepis (Tschudi, 1845)
10 Ex. — 16: ZFMK 29295-303, 29978.

Dracaena guianensis Daudin, 1802
1 Ex. — Peru: ZFMK 14301.

Kentropyx altamazonicus (Cope, 1876)
1 Ex. — 41: ZFMK 33339. — Ein Jungtier mit noch ungekielten Schuppen. Bei den Angaben von Dixon & Soini (1975) über *K. calcaratus* aus der Umgebung von Iquitos handelt es sich ebenfalls um *K. altamazonicus* (fide Gallagher & Dixon 1980). Dasselbe gilt für Meedes (1984) Beobachtungen in Panguana. Die Art *K. calcaratus* kommt nicht in Peru vor (Gallagher et al. 1986).

Kentropyx pelviceps Cope, 1868
Ohne Material — 44: Fotobelege und zahlreiche Sichtungen. — Im Primärwald in sonnigen Bereichen im Unterholz und am Boden häufig.

Neusticurus ecpleopus Cope, 1868
25 Ex. — 10: ZFMK 34299-302; 18: ZFMK 34585; 21: ZFMK 30580-4; 22: ZFMK 29079-88, 38879-81; 29: ZFMK 41357-8. — Im Nebelwald in Wasserlachen und Straßengräben und kleinen Bergbächen; besonders im Spritzwasserbereich kleiner Wasserfälle. *N. ecpleopus* ist auf die niedrigeren Lagen beschränkt. Er ist in El Boqueron del Padre Abad sehr häufig. Jungtiere liegen von den Monaten März, April und September vor. *N. ecpleopus* pflanzt sich ganzjährig fort (Sherbrooke 1975).

Neusticurus strangulatus strangulatus (Cope, 1868)
6 Ex. — 9: ZFMK 30572-3; 10: ZFMK 34295-8. — In Montanwäldern.

Neusticurus strangulatus trachodus Uzzell, 1966
9 Ex. — Cordillera Azul: ZFMK 29089, 30576-9; 19: ZFMK 34586-7; 20: ZFMK 27640-1. — In höheren Lagen der Cordillera Azul (bis 1650 m).

?Neusticurus ecpleopus/N. strangulatus trachodus
2 Ex. — 17: ZFMK 30379; 19: ZFMK 29089. — Diese beiden Exemplare stehen teilweise intermediär zwischen *N. ecpleopus* und *N. strangulatus*, teilweise unterscheiden sie sich von beiden Arten in Merkmalen, die als atypische Abweichungen von diesen beiden Arten betrachtet werden können (vgl. Uzzell 1966). ZFMK 30379 ist ein Männchen mit 66 mm KRL + 90 mm SL. Der Hals ist extrem verengt, sogar stärker als bei einigen uns vorliegenden *strangulatus*-Exemplaren. Die Beschuppung der Rückenmitte gleicht ebenfalls *strangulatus*, ist aber etwas stärker tuberkuliert. Die dorsolateralen Schuppen sind ebenso schwach gekielt wie bei *strangulatus*, entsprechen jedoch in der Anordnung *ecpleopus*. Auch die Nuchalia und die drei Praeanalia entsprechen den Verhältnissen bei *ecpleopus*. Dagegen ist der Kopf wiederum wie bei typischen *strangulatus* gefärbt. Abweichend sowohl von *ecpleopus* als auch von *strangulatus* sind Parietale und Frontoparietale in viele Schuppen geteilt (eine teilweise Teilung tritt sehr selten bei *ecpleopus* auf — vgl. Uzzell 1966) und die Flanken mit zahlreichen, fast granulären sowie mehreren großen, tuberkulierten Schuppen bedeckt. Die sechs sehr deutlichen Flankenozellen und die großen Femoralporen lassen vermuten, daß das Männchen fertil war. Das Männchen stammt aus einer Höhe von 1000 m NN. In dieser Höhe können in Peru beide Arten, *ecpleopus* und *strangulatus*, vorkommen (Uzzell 1966, ZFMK Material). Bei Weibchen ZFMK 29089 ist der Bastardcharakter weniger deutlich. Der nur schwach verengte Hals und die gekielten dorsomedialen Schuppenreihen entsprechen den Verhältnissen bei *ecpleopus*, ebenso die Kielung der lateralen Schuppen, die aber wie bei *strangulatus* angeordnet sind. Die seitlichen Nuchalia entsprechen den Verhältnissen bei *ecpleopus*, sind aber unregelmäßig angeordnet. Wie bei manchen *ecpleopus* sind je zwei große und kleine Praeanalia ausgebildet. Die Kopfzeichnung entspricht typischen *ecpleopus*-Weibchen. Im Gegensatz sowohl zu *ecpleopus* als auch zu *strangulatus* ist auch bei diesem Weibchen die Kopfbeschuppung, sogar unter Einbeziehung aller Schuppen, aufgelöst. Ebenso bestehen die Flanken aus zahlreichen kleinen, granulären und mehreren unregelmäßig angeordneten, tuberkulierten Schuppen, während weder bei *ecpleopus* noch bei *strangulatus* die Flanken granuliert sind. Das Weibchen enthielt ovulierte Eier, war also sicher fertil. Es wurde zusammen mit typischen *N. strangulatus trachodus* gefunden. Die beiden Individuen können am ehesten als Artbastarde interpretiert werden. Sie weisen darauf hin, daß *ecpleopus* und *strangulatus* sehr eng verwandt sind. Beide Arten leben in der Cordillera Azul in Peru parapatrisch bzw. über geringe Höhenstufen sympatrisch. Ihre Verbreitungsareale überschneiden sich stark, jedoch bevorzugt *ecpleopus* niedrige, *strangulatus* dagegen montane Lagen. Weitere ökologische Unterschiede scheinen zu bestehen (Uzzell 1966), und eine Bastardisierung ist normalerweise, jedoch nicht immer, zu verhindern. Andererseits muß angemerkt werden, daß *N. „ecpleopus"* in der derzeitigen Form möglicherweise ein Art-

komplex ist (Henzl, pers. Mitt.) und die beiden Individuen auch zu kryptischen, bisher nicht-erkannten Arten gehören könnten.

Prionodactylus argulus (Peters, 1862)
4 Ex. — 29: ZFMK 30574-5; 8: ZFMK 49411-2. — Ökologische Daten zu diesem Material siehe Meede (1984). Bemerkenswert sind die rote Färbung der Flanken und des Schwanzes bei lebenden Männchen sowie deren auffällige weiße Zungenspitzen, die sehr oft präsentiert werden und möglicherweise der innerartlichen Kommunikation dienen (Böhme, pers. Mitt.). Zur Verbreitung in Peru siehe Uzzell (1973) und Dixon & Soini (1975).

Proctoporus bolivianus Werner, 1910
7 Ex. — 35: ZFMK 44433-7; 39: ZFMK 36306-7. — Beide Individuen entsprechen der Beschreibung von Uzzell (1970), jedoch überlappen die dem Körper angelegten Beine entgegen den Angaben von Peters & Donoso-Barros (1970) nicht bzw. nur geringfügig. Die Ocelli des Männchens sind relativ deutlich.

Tubinambis teguixin (Linnaeus, 1758)
Ein adultes Exemplar von ca. 1 m Länge wurde am Ufer des Rio Tambopata beobachtet. Damit bestätigt sich McDiarmids (1979) Mitteilung über das wahrscheinliche Vorkommen von *T. teguixin* am Rio Tambopata. Auf Isla Padre bei Iquitos wurde ebenfalls ein *Tubinambis* beobachtet, der vermutlich dieser Art angehört. *T. teguixin* soll auf Isla Padre noch ziemlich häufig sein; er wird gelegentlich geschossen und als Futter zur Aufzucht von Kaimanen verwendet (Moya, pers. Mitt.). Carrillo de Espinoza (1970) erwähnt diese Art als *nigropunctatus* von Iquitos, während Dixon & Soini (1975) den Ausführungen von Presch (1973) folgen und dieses Taxon als synonym zu *teguixin* betrachten. Hoogmoed & Gruber (1983) zweifeln an der Berechtigung der Synonymisierung von *nigropunctatus* mit *teguixin*.

Leptotyphlopidae

Leptotyphlops peruvianus Orejas-Miranda, 1969
1 Ex. — 23: ZFMK 41475. — Unter Laub gefunden. Das Exemplar hat 189 Ventralia. Es stimmt mit der Beschreibung dieser Art durch Orejas-Miranda (1969) überein; nur die Kopfbeschuppung weicht etwas ab. Statt einem sind zwei Interoccipitalia vorhanden, und das Parietale ist mit dem seitlichen kleinen Schüppchen verschmolzen, das sich bei dem Typusexemplar neben dem Oculare befindet (vgl. Orejas-Miranda 1969: Taf. II, Abb. 1). Die Lebendfärbung ist dunkelrot mit weißem Halsfleck. Die feine weiße Begrenzung an den postralen Schuppenspitzen ist stark reduziert. Die Art war bisher nur von der Typuslokalität im Departamento Junin bekannt (Hahn 1980).

Aniliidae

Anilius scytale scytale (Linnaeus, 1768)
1 Ex. — 41: ZFMK 38847. — An der Erdoberfläche auf Kulturland gefunden.

Boidae

Boa constrictor constrictor Linnaeus, 1768
1 Ex. — 29: ZFMK 41819. — Rabengeier (*Coragyps atratus*) fraßen an einem adulten Exemplar, das auf der Straße von Pucallpa nach Campo Verde überfahren worden war. Beiderseits der Straße erstreckte sich Kulturland, besonders Weiden und Plantagen. Häute dieser Art waren häufig in Hotels des peruanischen Amazonasbeckens als Trophäen aufgehängt. Carrillo de Espinoza (1966) berichtet ausführlich über die Verbreitung und Variation peruanischer Tiere.

Corallus caninus (Linnaeus, 1758)
1 Ex. — 29: ZFMK 41828. — Ein Jungtier mit roter Juvenilfärbung.

Epicrates cenchria gaigei Stull, 1938
1 Ex. — 18: ZFMK 14078; 26: 1 Ex. Sichtung. — An einem Berghang in 670 m NN und im Uferbereich eines kleinen Baches, der durch Plantagen führte.

Eunectes murinus murinus (Linnaeus, 1758)
Eine aufgespannte Haut (ohne Inventarnummer) eines 5,6 m langen Exemplars vom mittleren Ucayali.

Colubridae

Atractus occipitoalbus (Jan, 1862)
2 Ex. + 1 Gelege mit 2 Eiern — 23: ZFMK 41476-8. — In der Laubschicht gefunden. Erstnachweis für Peru. Die beiden Exemplare entsprechen gut der Beschreibung von Savage (1960) und Duellman (1978). Allerdings ist das Anale nicht geteilt, jedoch medial gekerbt. Ventralia 169 bzw. 166, Subcaudalia 18 bzw. 21; KRL 225 mm und 245 mm. Die Unterseite ist rosa mit einer braunen, teilweise zu einer Mittellinie zusammenfließenden Fleckung.

Atractus paravertebralis n. sp. (Abb. 9)

Holotypus: ZFMK 39705; leg.: K. Henle & A. Ehrl, 28. 1. 1983.

Terra typica: Peru; Departamento Madre de Dios; Baja Tambopata; in Sekundärwald.

Diagnose: Eine mit 45 cm KRL große Art der Gattung *Atractus*, die sich von allen übrigen Arten der Gattung mit Ausnahme der venezuelanischen Art *A. ventrimaculatus* durch eine Kombination von 15-15-15 Dorsaliaquerreihen mit einem dunkelbraunen Vertebralstreifen, dunkelbraunen Rückenflecken und schwarzer Ventralzeichnung unterscheidet. Die Färbung von *A. paravertebralis* ist rotbraun, die von *A. ventrimaculatus* oliv- bis schwarzbraun. Außerdem besitzt *A. ventrimaculatus* nur 145—159 Ventralia, *A. paravertebralis* dagegen 189. In der Zeichnung ähnelt *A. paravertebralis* sehr der aus dem benachbarten Departamento Puno beschriebenen Art *A. vertebralis*, jedoch fehlt die gelbe Umsäumung des Vertebralstreifens bei *A. para-*

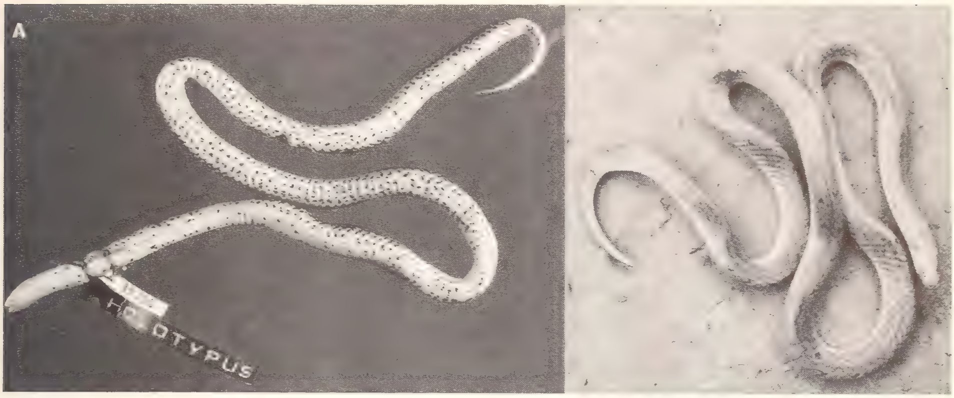


Abb. 9: Holotypus von *Atractus paravertebralis*; A) ventral (Foto E. Schmitz); B) dorsal (Lebendfoto K. Henle).

vertebralis; der Kopf ist nur zwischen den Augen schwärzlich (bei *A. vertebralis* der ganze Kopf), und die Ventralia sind auch in der Mitte schwarz gefleckt (bei *A. vertebralis* nur an der Seite schwarz). Weiterhin weist *A. vertebralis* 17 Dorsaliaquerreihen auf, *A. paravertebralis* dagegen nur 15, ein in der Gattung *Atractus* mehrfach entstandenes, abgeleitetes Merkmal (Savage 1960). Die übrigen *Atractus*-Arten, die bisher aus Peru bekannt wurden (siehe Appendix I), können von *A. paravertebralis* leicht durch das gleichzeitige Fehlen von Fleckung und Längsstreifen oder durch das Fehlen eines dieser Zeichnungselemente sowie 17 Dorsaliaquerreihen unterschieden werden.

Beschreibung: Kopf rund, nicht zugespitzt. Das Rostrale ist deutlich kleiner als die Praefrontalia; die Internasalia sind etwa so breit wie die halbe Länge der Praefrontalianaht. Das Loreale ist langgestreckt, etwa 2—2,5mal so lang wie hoch und deutlich größer als die Postoculare; von den 7 Supralabialia berühren das 3. + 4. das Auge; von den 6 Infralabialia stehen 3 in Kontakt mit den Kinnschildern. Das Praeoculare fehlt, 2 Postoculare sind vorhanden; beide Maxillare tragen 6 Zähne. Die glatten Schuppen stehen in 15 Querreihen auf dem Rücken; 189 Ventralia und 26 Subcaudalia sind vorhanden.

Maße: KRL 45 cm, SL 4 cm.

Färbung: Dorsale Grundfärbung rotbraun; ein dunkelbraunes Interorbitalband erstreckt sich bis zu den Lippen. Die Iris ist schwarz. Die dunkelbraune Vertebrallinie nimmt eine Schuppenbreite ein. Beiderseits der Vertebrallinie liegt je eine Reihe deutlicher dunkelbrauner Flecken, die teilweise von hellen Flecken begrenzt sind. Die Dorsalzeichnung setzt sich undeutlich auf dem Schwanz fort. Ventral gelblich mit kleinen schwarzen Flecken besonders an den Seiten der Ventralia, die in den letzten ⅔ des Körpers, aber auch in der Mitte der meisten Ventralia ausgeprägt sind. Die Bauchfleckung erstreckt sich bis zur Schwanzunterseite. Im Nackenbereich dehnt sich die gelbliche Bauchfärbung fast bis zum Rücken aus.

Habitat: Der Holotypus wurde am Tage unter einem morschen Baumstamm im Übergangsbereich eines Sekundärwaldes zu einer stark verbuschten Wiese gefangen. Eine geschlossene Krautschicht bedeckte den mindestens 10 cm tiefen, humusreichen Boden. Die Bodentemperatur betrug am Aufenthaltsort der Schlange 25 ° C. Das Exemplar versuchte, durch Eingraben in den lockeren Boden zu entkommen.

Chironius carinatus (Linnaeus, 1758)
3 Ex. — 27: ZFMK 39255; 42: ZFMK 34242, 38845. — Am Tage im Geäst eines umgefallenen Baumes auf einer Weide. Die Dorsalia sind bei einem Individuum ungekielt. Im Leben waren die Schlangen dorsal olivgrün und ventral auf Kehle und Hals leuchtend gelb, sonst grünlich-gelb gefärbt.

Clelia clelia clelia (Daudin, 1803)
1 Ex. — 41: ZFMK 33348.

Dipsas catesbyi (Sentzen, 1796)
3 Ex. — 2: ZFMK 38853; 27: ZFMK 41479; 42: ZFMK 34244.

Drymarchon corais corais (Boie, 1867)
2 Ex. — 2: ZFMK 41481; 29: ZFMK 41831. — Auf dem postralen Körperdrittel und dem Schwanz sind hell- und dunkelgraue Querbänder angedeutet. Dixon & Soini (1977) weisen die Art erstmals für Peru nach.

Drymoluber dichrous (Peters, 1863)
4 Ex. — 22: ZFMK 38854-5; 29: ZFMK 41826; 41: ZFMK 33343. — In der Nebelwaldzone wurde ein adultes, bei Regen überfahrenes Exemplar gefunden und ein Jungtier nach Regen am Sandufer eines Flusses zwischen großen Steinen aktiv angetroffen. Das Jungtier richtete den Vorderkörper auf, zitterte mit dem Schwanz und drohte. Die Jugendzeichnung wirkt als Korallenschlangenmimikrie. Jungtiere wurden im März und Juli gefunden. Da Dixon & Soini (1977) Jungtiere im Februar, April und Oktober antrafen, hat diese Art eine ausgedehnte, möglicherweise ganzjährige Fortpflanzungsperiode. Das adulte Exemplar mißt 113 + 30 cm (KRL + SL).

Helicops angulatus (Linnaeus, 1758)
3 Ex. — 9: ZFMK 41148; 29: ZFMK 41821; 41: ZFMK 33345.

Hydrops triangularis bassleri Roze, 1957
1 Ex. — 4: ZFMK 34458. — Beim Anlegen eines Teiches gefunden. Roze (1957) gibt 52—68 Subcaudalia für dieses Taxon an. Das vorliegende Exemplar weist jedoch nur 40 Subcaudalia auf. Dagegen liegt die Zahl der Ventralia (169) innerhalb der für diese Art bekannten Variationsbreite (vgl. Roze 1957; Dixon & Soini 1977). Auch sonst entspricht es den Beschreibungen dieser Autoren.

Imantodes cenchoa cenchoa (Linnaeus, 1758) (?)
1 Ex. — 41: ZFMK 33347. — Die bei dieser Art normalerweise vorhandenen 17 Dorsaliaquerreihen (Dixon & Soini 1977; Duellman 1978) sind bei diesem Exemplar nur in einem sehr kurzen Bereich der Körpermitte vorhanden und sonst auf 15 Querreihen reduziert. In den übrigen Merkmalen ließen sich jedoch keine Abweichungen feststellen, weswegen wir die Schlange dieser Art zurechnen, obwohl sie auf Grund dieses Pholidosemerkmales eher zu *I. lentiferus* zu stellen wäre (siehe Myers 1982), von der das Exemplar sich aber deutlich in der Zeichnung unterscheidet.

Imantodes lentiferus (Cope, 1894)
3 Ex. — 29: ZFMK 41824-5; 44: ZFMK 38848. — Nachts auf der Jagd nach Fröschen im Strauchwerk an einem Pfad durch Primärwald.

Leptodeira annulata annulata (Linnaeus, 1758)
2 Ex. — 41: ZFMK 30590, 33344. — Ein Jungtier wurde im Juli gefangen. Die Exemplare ließen sich mit dem Schlüssel von Peters & Orejas-Miranda (1970) nicht bestimmen, jedoch mit denen von Dixon & Soini (1977) und Duellmann (1978). Beide Tiere stimmen auch gut mit der Beschreibung dieser Autoren überein.

Leptophis ahaetulla nigromarginatus (Günther, 1866)
2 Ex. — 42: ZFMK 34241, 38846. — Auf Kulturland an einer Palme in 1 m Höhe tagaktiv. Bei ZFMK 38846 ist das Loreale durch die Teilung des Praefrontales am Unterrand mittels einer Naht wie bei *L. depressirostris* als kleines Schildchen vorhanden. Peters & Orejas-Miranda (1970) erwähnen ohne Quellenangabe die in Mittelamerika und an der nördlichen Pazifikküste Südamerikas verbreitete Art *L. depressirostris* für Peru. Bei diesem fraglichen Bericht handelt es sich möglicherweise um die Fehlbestimmung eines Exemplares, das wie ZFMK 38846 eine leicht abweichende Kopfbeschuppung aufweist. Weder Peters & Orejas-Miranda (1970) noch Mertens (1973) erwähnen dieses abweichende Merkmal in ihren Schlüsseln.

Liophis cobella dyticus (Dixon, 1983)
1 Ex. — 27: ZFMK 41482. — Ein Jungtier im März auf einer durch eine Sumpfwiese führenden Straße überfahren gefunden. Das Exemplar hat 144 Ventralia. Das Tier ließ sich mit dem Schlüssel in Peters & Orejas-Miranda (1970) eindeutig als *L. cobella* bestimmen. Auch McDiarmid (1979) erwähnt Schlangen aus Peru, die er als *L.* cf. *cobella* bestimmte. Dagegen weisen Dixon & Soini (1977) alle Berichte dieser Art aus der Gegend von Iquitos als Verwechslungen mit *L. breviceps* zurück; Dixon (1983b, 1989) änderte jedoch später seine Meinung und akzeptiert das Vorkommen von *L. cobella* bei Iquitos und in Peru generell.

Liophis miliaris intermedius n. ssp. (Abb. 10)

Holotypus: ZFMK 34243, Peru; Madre de Dios; Baja Tambopata; leg. E. Lenkenhoff, IV. 1981. — Paratypen: ZFMK 33346, ZFMK 33350 (juv.), Madre de Dios; Puerto Maldonado; VII. 1980.

Diagnose: *L. m. intermedius* unterscheidet sich von den beiden geographisch benachbarten (siehe Dixon 1983a) Unterarten *L. m. amazonicus* und *L. m. chrysostomus* durch folgende Merkmale: von *L. m. amazonicus* durch eine etwas geringere Anzahl an Subcaudalia (64—68 versus 75—76 bei *L. m. amazonicus*), durch das Fehlen eines hellen Nackenfleckenpaares und durch gefleckte Ventralseiten bei Jung- und Alttieren; von *L. m. chrysostomus* durch weniger Ventralia (148—151 versus 153—172 bei *L. m. chrysostomus*), mehr Subcaudalia (64—68 versus 53—64 bei *L. m. chrysostomus*), durch eine helle Färbung an Kehle, Kinn und Unterlippe bei Jungschlangen sowie bei Jung- und Alttieren durch eine geringere Ausprägung der schwarzen Bauchflecken besonders in der vorderen Körperhälfte. *L. m. intermedius*

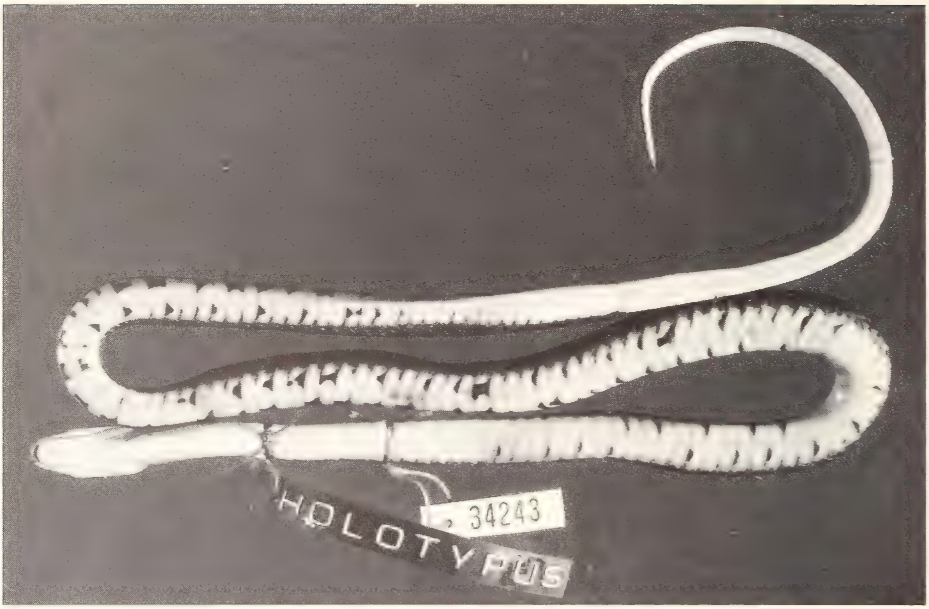


Abb. 10: Holotypus von *Liophis miliaris intermedius*; ventral. Foto: E. Schmitz.

unterscheidet sich von den Unterarten *merremii*, *mossoroensis* und der Nominatform durch mehr Subcaudalia (64—68 versus <60, bei *miliaris* ≦64), von der Nominatform außerdem durch das Fehlen dunkler Ränder der Supralabiale. *L. m. intermedius* besitzt weniger Ventralia (148—151) als *L. m. semiaureus* (163—190). Bei *L. m. intermedius* ist ein helles Nuchalband höchstens angedeutet, während es bei *L. m. orinus* stets sehr deutlich ausgebildet ist; außerdem erstreckt sich die Bauchfleckung im hinteren Körperdrittel bei *L. m. intermedius* auch auf die Bauchmitte, bleibt dagegen bei *L. m. orinus* auf die Ränder der Ventralia beschränkt.

Beschreibung des Holotypus: Kopf in Lateral- und Dorsalansicht abgerundet. Die Nasenöffnungen durchstoßen zwei Nasalia, die beiden Internasalia stehen in breitem Kontakt miteinander; die Praefrontalia greifen leicht auf die Kopfseiten über. Das Frontale ist annähernd U-förmig, am Vorderrand am breitesten. Je ein großes Supraoculare ist vorhanden; die paarigen Parietalia sind sehr groß. Ein Loreale, ein großes Praeoculare sowie zwei Postoculare und 1 + 2 Temporale (das erste sehr langgestreckt) sind vorhanden. Von 8 Supralabialia berühren das 4. + 5. das Auge; von den 9 Infralabialia berührt sich das erste Paar in der Mitte hinter dem Symphysale, Paare 2—6 grenzen an die beiden langen Kinnschilderpaare an. Das Auge ist sehr groß. 148 Ventralia und 67 paarige Subcaudalia sind vorhanden. Das Anale ist geteilt. Die Dorsalia stehen in 17-17-15 Querreihen; alle Dorsalia und Ventralia sind glatt; den kaum variablen, rautenförmigen Dorsalia fehlen Apikalgruben. Der Schwanz endet in einer leichten Spitze.

Maße: 375 mm KRL, 125 mm SL.

Färbung: Dorsal blei- bis blaugrau; besonders auf der Rückenmitte sind viele Schuppenränder schwarz. Der Kopf ist grau; ein breites weißliches, schwarz umrahmtes Band zieht sich von den Kieferwinkeln zum Supraocularhinterrand. Ein undeutliches, helles Nackenband ist vorhanden; die Schläfenzone ist schwarz, Oberlippe und Rostrale sind weiß. Die Ventralseiten sind weiß; Kehle, erstes Bauchviertel und Schwanz sind ungefleckt, der Rest des Bauches ist deutlich gefleckt; die Flecken greifen nur im hinteren Körperdrittel auch auf die Bauchmitte über.

Beschreibung der Paratypen: ZFMK 33346 mißt 485 mm KRL + 140 mm SL, das Jungtier 190 mm KRL + 57 mm SL. Abweichend vom Holotypus sind bei ZFMK 33346 rechts nur 8 Infralabialia ausgebildet, und nur Paare 2—5 grenzen an die Kinnschilder an. Die beiden Paratypen weisen 151 Ventralia und 64 bzw. 67 Subcaudalia auf. Die Schwanzspitze ist bei ZFMK 33346 stärker zugespitzt, diese Zuspitzung fehlt aber beim Jungtier. Das Grundmuster der Zeichnung stimmt bei den Paratypen mit dem des Holotypus überein. Bei ZFMK 33346 sind jedoch alle Schuppen schwarz umrahmt, und die blaugrauen Schuppenzentren sind auf dem Rücken zu kleinen Flecken reduziert. Beim Jungtier sind die schwarzen Schuppenränder nur an wenigen Stellen angedeutet. Außerdem sind bei ihm im vorderen und hinteren Körperdrittel lateral kleine dunkle Flecken vorhanden (sie fehlen bei allen übrigen Exemplaren), und das laterale Schwanzband ist weit kräftiger ausgebildet als bei den adulten Schlangen. Der helle Temporalstreif und das helle Nuchalband sind bei beiden Paratypen weniger auffällig als beim Holotypus, das Nuchalband ist bei ZFMK 33346 fast nicht erkennbar. Die Bauchfleckung ist bei beiden Paratypen weit stärker entwickelt als beim Holotypus; sie beginnt kurz hinterm Kopf und schließt die Mitte der Ventralia ein.

Diskussion: *L. m. intermedius* steht bezüglich der Anzahl an Ventralia und Subcaudalia und der Ventralfleckung deutlich zwischen der entlang des Amazonas verbreiteten *L. m. chrysostomus* und der in Bolivien und im Mato Grosso lebenden *L. m. amazonicus*. Durch die intermediäre Stellung von *intermedius* wird ein Teil der Merkmalslücken zwischen *amazonicus* und den übrigen *miliaris*-Unterarten verringert, weshalb Dixon (1983a) *amazonicus* nur mit Zögern als Unterart von *miliaris* auffaßte. Die Unterschiede von *intermedius* zu den beiden benachbarten Unterarten sind dabei ebenso eindeutig wie die zwischen den anderen von Dixon (1983a) anerkannten Unterarten. Da das Vorkommen von *L. m. intermedius* außerdem geographisch klar von den bekannten Fundorten der benachbarten Unterarten getrennt liegt, ist eine Beschreibung dieser Form als Unterart gerechtfertigt.

Liophis reginae (Linnaeus, 1758)
1 Ex. — 25: ZFMK 39708. — In Büschen gefangen. Bei der von Prado & Hoge (1947) aus diesem Bereich erwähnten *L. albiventris* handelt es sich wahrscheinlich ebenfalls um *L. reginae* (Dixon & Soini 1977).

Mastigodryas boddaerti boddaerti (Sentzen, 1796)
2 Ex. — 27: ZFMK 41483-4. — Eines der beiden Individuen weist die typische Längsstreifung adulter *boddaerti* auf (vgl. Stuart 1941), dem anderen fehlt sie. Jedoch sind helle, nur schwer erkennbare, auf dem Rücken gegenüber den Flanken versetzte Flecken vorhanden.

Oxybelis argenteus (Daudin, 1803)
3 Ex. — 27: ZFMK 39709; 29: ZFMK 41823; 38: ZFMK 14119. — Ein Exemplar wurde in Büschen gefangen.

Oxybelis fulgidus (Daudin, 1803)
1 Ex. — 29: ZFMK 41822.

Oxyrhopus fitzingeri (Tschudi, 1845)
1 Ex. — ZFMK 37110, ohne nähere Fundortangabe.

Oxyrhopus leucomelas (Werner, 1916)
1 Ex. — 20: ZFMK 39503. — In 1000 m NN in Nebelwald. Erstnachweis für Peru. Die Art wurde bisher nur von den Cordilleras Central und Oriental von Kolumbien bis Ecuador in 1750—3000 m NN gefunden, wo sie ähnliche Habitate bewohnt (Duellman 1979). Das Exemplar hat 189 Ventralia, 100 Subcaudalia, 1 + 2 Oculare und 2 + 3 Temporalia.

Oxyrhopus cf. ***melanogenys*** (Tschudi, 1845)
4 Ex. — 20: ZFMK 38850; 29: ZFMK 41820; 42: ZFMK 34245, 38849. — Die Arten des *melanogenys/trigeminus*-Komplexes sind schwer zu bestimmen, und vermutlich gibt es noch unbeschriebene Arten (vgl. Peters & Orejas-Miranda 1970; Dixon & Soini 1977). Die Zeichnung löst sich bei adulten *O. melanogenys* durch zunehmende Melanisierung oft stark auf (Peters & Orejas-Miranda 1970). Bei ZFMK 38850 sind Kopf und Hals völlig schwarz. Das rote Nackenband fehlt, ebenso die Triaden auf dem Körper; statt dessen zeigt er eine einheitliche rötliche Grundtönung mit schwarzgefärbten postralen Schuppenhälften. Das Weibchen saß auf einer Weide unter einem Baumstamm auf acht Eiern. Bei ZFMK 34245 fehlen ebenfalls Triaden auf dem Körper. Das schwarze Nackenband ist nur sehr schwach angedeutet. Der Körper ist ebenfalls rötlich, nur die Schuppenspitzen sind schwarz. Bei ZFMK 41820 läßt sich das rote Nackenband zwar erkennen, wegen Melanisierung jedoch nur sehr undeutlich. Triaden fehlen völlig. Auch bei diesem Exemplar zeigt der rötliche Körper schwarze Schuppenspitzen. Bei ZFMK 38849 liegt direkt hinterm Hals eine deutliche Triade. Der Rest des Körpers ist ebenfalls einheitlich rot mit schwarzen Schuppenspitzen. Diese Schlange wurde am Tage zusammengerollt unter einem Baumstamm auf einer Weide gefunden. Ihr Magen enthielt einen 5—10 cm langen Nager.

Alle vier Exemplare können am ehesten als Angehörige der Art *O. melanogenys* mit ungewöhnlich stark reduzierter Zeichnung angesehen werden. McDiarmid (1979) nennt diese Art vom Tambopata Reservat, das nicht weit vom Fundort zweier unserer ungewöhnlichen Exemplare entfernt liegt. Ohne eine ausführliche Revision des gesamten *melanogenys/trigeminus*-Komplexes kann die Artzugehörigkeit jedoch nicht sicher festgelegt werden.

Oxyrhopus petola digitalis (Reuss, 1834)
3 Ex. — 20: ZFMK 34262; 24: ZFMK 38851; 29: ZFMK 41829. — Ein Exemplar am Flußufer gefangen.

Oxyrhopus trigeminus Duméril, Bibron & Duméril, 1854
1 Ex. — Departamento Amazonas: ZFMK 37266. — Bei diesem Exemplar sind die roten Querbänder und die hellen Triadenstriche auf beiden Körperseiten gegeneinander verschoben. Der Schwanz ist schwarz mit dunkelbraunen Flecken.

Philodryas viridissimus (Linnaeus, 1758)
2 Ex. — 29: ZFMK 41830; 42: ZFMK 39704. — Am Tage auf einem Zitrusbaum auf einer Weide. Dixon & Soini (1977) weisen die Art erstmals für Peru nach.

Pseudoboa coronata Schneider, 1801
1 Ex. — 2: ZFMK 38852. — Dixon & Soini (1977) erwähnen die Art erstmals für Peru.

Pseudoeryx plicatilis plicatilis (Linnaeus, 1758)
2 Ex. — 28: ZFMK 39706-7. — In der Beschuppung der Lippen entsprechen beide Exemplare der Nominatform. In der Zeichnung entspricht ZFMK 39707 der Nominatform, ZFMK 39706 der *mimeticus*-Unterart. In der Anzahl der Ventralia ist ersteres intermediär (149), letzteres entspricht der Nominatform (139). ZFMK 39707 besitzt ein ungeteiltes Anale, während ZFMK 39706 wiederum wie *mimeticus* ein geteiltes Anale aufweist. (Mit diesem Merkmal kann es ebenso wie alle *mimeticus*-Exemplare wegen eines Fehlers im Schlüssel von Peters & Orejas-Miranda [1970] nicht als *P. plicatilis* bestimmt werden.) Wie in der Gegend um Iquitos ist auch unser Material intermediär zwischen beiden Unterarten. Die Berechtigung von *mimeticus* als Unterart bleibt sehr fraglich.

Pseustes poecilonotus polylepis (Peters, 1867)
2 Ex. — 9: ZFMK 30571; 29: ZFMK 41827. — In einem Bergwald. Beide Exemplare weisen noch eine deutlich gebänderte Jugendzeichnung auf.

Siphlophis cervinus (Laurenti, 1768)
1 Ex. — ZFMK 36826, ohne nähere Fundortangabe.

Spilotes pullatus (Linnaeus, 1758)
1 Ex. — 29: ZFMK 41818.

Tachymenis peruviana Wiegmann, 1835
3 Ex. — 36: ZFMK 38859-60; 39: ZFMK 38861. — Auf Ruderalfläche in einer Ruinenstätte, auf einem Acker am Ufer eines Wasserreservoirs und auf Ödland im Stadtrandbereich; stets am Tage unter Steinen verborgen. Der Magen einer Schlange enthielt einen adulten Leguan der Art *Stenocercus apurimacus*. Die Fundorte liegen auf 2300—3400 m NN; Duellman (1979) nennt eine vertikale Verbreitung zwischen 70—4570 m NN.

Xenodon severus (Linnaeus, 1758)
3 Ex. — 5: ZFMK 34460; 29: 38862-3. — Zwei Jungtiere mit deutlicher Juvenilzeichnung. Das adulte Individuum zeigt einen gelblichen Rücken mit großen braunen Flecken. Es hat 42 Subcaudalia, also mehr als bei dieser Art gewöhnlich auftreten (vgl. Peters & Orejas-Miranda 1970; Dixon & Soini 1977).

Crotalidae

Bothriopsis bilineata smaragdina Hoge, 1966
3 Ex. — 22: ZFMK 38856-8. — Eine Schlange sonnte sich nachmittags nach starkem Regen auf einem Busch am Rande einer Straße durch Nebelwald. Ungewöhnlich ist bei einem Exemplar der orangefarbene statt gelbe Seitenstreifen am Schwanz, bei einem weiteren Individuum die häufiger geteilten als ungeteilten Subcaudalia.

Bothriopis peruviana (Boulenger, 1903)
1 Ex. — 2: ZFMK 41480. — Das Exemplar entspricht gut den Beschreibungen von Boulenger (1903), Carillo de Espinoza (1983 b) und Campbell & Lamar (1989), jedoch sind die Subcaudalia nur auf der terminalen Schwanzhälfte paarig. Bedingt durch eine zu lange Konservierung in Formol ist die Zeichnung kaum noch erkennbar, doch ist das dunkle Postocularband noch deutlich. Das Tier weist 175 Ventralia und 62 Subcaudalia auf, der Typus 188 V + 66 Sc (Boulenger 1903). Bisher war *B. peruvianus* nur von wenigen Exemplaren aus den Departamentos Puno, Junin und Huanuco bekannt (Carrillo de Espinoza 1983 b).

Bothrops atrox (Linnaeus, 1758)
2 Ex. — 2: Fotobeleg; 29: ZFMK 41833-4.

Lachechis muta muta (Linnaeus, 1766)
1 Ex. — 5: ZFMK 34459. — Aus dem Fleisch des Buschmeisters bereitet die Lokalbevölkerung am Rio Tambopuata eine Suppe. Die Einnahme dieser Suppe soll zu besserem Sehvermögen verhelfen.

Elapidae

Micrurus annellatus annellatus (Peters, 1871)
1 Ex. — 18: ZFMK 27647. — Beim Erbeuten einer nicht näher identifizierten Schlange beobachtet. Das Männchen zeigt 46 schwarze Bänder, 200 Ventralia und 42 Subcaudalia. Zur Verbreitung in Peru siehe Roze (1967) und Carrillo de Espinoza (1983 b).

Micrurus filiformis (Günther, 1859)
1 Ex. — 5: ZFMK 34461. — Das Exemplar weist 18 Triaden, 280 Ventralia, 39 Subcaudalia und zwei Postoculare auf. Damit entspricht es der von Roze (1957) beschriebenen Unterart *subtilis*, die jedoch nur am Rio Vaupes in Kolumbien und Brasilien vorkommen soll, während die Verbreitung der Nominatform vom südlichen Kolumbien bis ins nördliche Peru reicht. Auch das Material von Dixon & Soini (1977) aus der Umgebung von Iquitos entspricht *subtilis* und nicht der Nominatform. Eine Gliederung dieser Art in zwei Unterarten ist beim gegenwärtigen Wissensstand nicht gerechtfertigt. Diese Auffassung wird auch von Cunha & Nascimento (1982) vertreten.

Micrurus langsdorffi Wagler, 1824
1 Ex. — 4: ZFMK 40489. — Das Individuum besitzt 23 schwarze Körper- und acht

schwarze Schwanzbänder, 207 Ventralia und 50 teilweise geteilte Subcaudalia. Somit entspricht es der Nominatform. Auch Dixon & Soini (1977) und Carrillo de Espinoza (1983b) stellen Populationen aus der Gegend von Iquitos zur Nominatform. Nach Roze (1957) soll dagegen im Norden Perus (und Osten Ecuadors) die Unterart *ornatissimus* verbreitet sein. Dieses Taxon weist völlige Sympatrie mit der Nominatform auf. Eine Abtrennung als eigene Unterart ist daher nicht gerechtfertigt. Cunha & Nascimento (1982) teilen diese Ansicht.

Micrurus lemniscatus helleri Schmidt & Schmidt, 1925
1 Ex. — 29: ZFMK 41825. — Ein Weibchen mit 243 Ventralia, 38 Subcaudalia und zehn Triaden auf dem Körper. Von Cunha & Nascimento (1982) wird auch diese Unterart nicht anerkannt.

Micrurus spixii obscurus (Jan, 1862)
3 Ex. — 27: ZFMK 39710-1, 42782. — Zwei Exemplare zeigen je sieben Triaden, das dritte Individuum dagegen acht. Bei ZFMK 39711 fehlt zwischen dritt- und vorletzter Triade das rote Band, und in der ersten Triade ist das schwarze Band statt 11 nur sieben Dorsaliareihen breit.

Micrurus tschudii alsoni Schmidt & Schmidt, 1925
1 Ex. — Ohne näheren Fundort: ZFMK 36365. — Das Exemplar weist 20 Triaden auf. Roze (1957) gibt für diese Unterart 19 als Maximum an. In der Körpermitte sind die weißen Zwischenbänder oft zu einem Fleck oder ganz reduziert. Diese Unterart erreicht nur den Norden Perus, während die Nominatform die Küste südwärts besiedelt (Carillo de Espinoza 1983b).

Zoogeographische Bemerkungen

Tschudi (1844—1846) publiziert als erster eine ausführliche Übersicht der naturräumlichen Gliederung Perus. Dabei stützt er seine Ausführungen nur zu einem relativ geringen Teil auf herpetologische Daten. In neuerer Zeit untersuchen Koepcke & Koepcke (1953), Koepcke (1958, 1961), Beck & Ellenberg (1960), Tosi (1960), Hueck (1966) sowie Lamas (1982) anhand ausgewählter Organismen die naturräumliche Gliederung Perus. Abgesehen von Diskussionen im Rahmen von Gattungsrevisionen existieren jedoch nur wenige Arbeiten, die die Zoogeographie Perus unter Berücksichtigung von Reptilien näher darstellen (Dixon & Soini 1975, 1977; Duellman 1979; Meede 1984). Am Rande berücksichtigen außerdem Dixon (1979) und Duellman (1982) Peru in ihren zoogeographischen Untersuchungen. Aufgrund des uns vorliegenden Sammlungsmaterials und der ausgewerteten Literatur lassen sich im Bezug auf Reptilien folgende zoogeographische Schlüsse ziehen:

1) Die Huancabamba Depression bildet nicht nur eine Barriere für die Ausbreitung andiner Faunenelemente, sondern gleichzeitig eine Verbreitungsroute zwischen den trockenen pazifischen Ebenen und dem Marañon-Tal für die Gattungen *Tropidurus*, *Phyllodactylus* und *Leptodeira* (Duellman 1979) sowie für *Tantilla*. Da jedoch alle Arten dieser Gattungen ausschließlich cis- oder trans-andin verbreitet sind, kann die

Huancabamba Depression nicht als rezente Ausbreitungsroute für diese Arten angesehen werden. Nur die in Südamerika weitverbreitete *Boa constrictor* (sowie die Amphibien *Bufo marinus* und *Rana palmipes*) und die mehr lokal verbreiteten *Micrurus tschudii* und *Leptodeira septentrionalis* (sowie der Frosch *Leptodactylus labrosus*) kommen beiderseits der Huancabamba Depression vor (vgl. Carrillo de Espinoza 1983 b). Da die Schlange *Oxyrhopus petola* (Peters & Orejas-Miranda 1970) und eine Reihe von Amphibien (Lynch 1979) zwar nicht ganz die Pazifikseite der Huancabamba Depression erreichen, sonst aber eine ähnliche Verbreitung in Südamerika aufweisen wie *Boa constrictor*, *Bufo marinus* und *R. palmipes*, ist es fraglich, ob diese drei letztgenannten Arten die Huancabamba Depression tatsächlich als Ausbreitungsroute benutzt haben, zumal die cis- und transandinen Populationen von *Boa constrictor* und *Bufo marinus* verschiedenen, teilweise sehr weit verbreiteten Unterarten angehören (Carrillo de Espinoza 1966; Henle 1986). Dagegen ist es wegen der geringen cis-andinen Verbreitung sehr wahrscheinlich, daß *Micrurus tschudii* und *Leptodactylus labrosus* erst in jüngster Zeit über die Huancabamba Depression in diesen Bereich vorgedrungen sind.

2) Im Norden Perus, etwa im Bereich der Departamentos Lambayeque und Piura, tritt durch das Abbiegen des kalten Humboldtstromes und die dadurch bedingten Veränderungen von einem niederschlagsarmen zu einem sehr feuchten Klima ein krasser Faunenwechsel auf. Mehrere Arten der Gattungen *Phyllodactylus* (Dixon & Huey 1970) und *Tropidurus* (Dixon & Wright 1975) erreichen hier die Nordgrenze ihrer Verbreitung. Dasselbe gilt für *Bothrops barnetti* (Hoge 1965) und *Mastigodryas heathii*, die in Ecuador von *M. boddaerti* abgelöst wird (Stuart 1948). Zwei Korallenschlangenarten machen jedoch eine Ausnahme. So überschreiten *Micrurus mertensi* und *M. tschudii* diese zoogeographische Barriere, letztere allerdings unter Ausbildung zweier Unterarten (Roze 1967; Carillo de Espinoza 1983 b). Entlang der peruanischen Küste ist sonst nur im zentralen Bereich eine geringe Speziation (z. B. bei *Phyllodactylus* und *Tropidurus*) aufgetreten, während der südliche Küstenabschnitt Perus nur wenige, relativ weitverbreitete Arten aufweist (vgl. auch Dixon & Huey 1970; Dixon & Wright 1975; Carrillo de Espinoza 1983 b). Entsprechende Verhältnisse gelten für Schmetterlinge (Lamas 1982).

3) Die unbewaldeten, trockenen interandinen Täler dienen möglicherweise nicht nur Schmetterlingen (Lamas 1982), sondern auch Reptilien als Refugien bzw. Endemismus-Zentren. So existieren beispielsweise *Stenocercus*-Arten, die auf einzelne Talsysteme beschränkt sind (vgl. auch Fritts 1974). Für abgesicherte Schlüsse über Endemismus-Zentren wurde die Reptilienfauna der interandinen Täler bisher jedoch noch zu wenig systematisch untersucht.

4) Im andinen Bereich stellt die Huancabamba Depression die wichtigste Ausbreitungsbarriere für Reptilien und Amphibien dar, wodurch sich die Herpetofauna des andinen Perus deutlich von der des nördlich angrenzenden Ecuadors unterscheidet. Im andinen Bereich Perus zeichnen sich drei biogeographische Zonen ab, bei denen der Ähnlichkeitsindex unter 0,3 fällt: die nördlichen Anden von der Huancabamba Depression bis zum oberen Huallaga-Tal, der zentrale Teil zwischen den Tälern des Mantaro und des Apurimac sowie der südliche Teil der Cordillera Oriental und Occidental, deren Herpetofaunen mehr Ähnlichkeiten mit der andinen Herpetofauna des angrenzenden Boliviens und Chiles aufweisen als mit der des nördlicheren Teils der

peruanischen Anden (Duellman 1979). Für Schmetterlinge teilte Lamas (1982) diese Bereiche in weitere Untereinheiten auf.

5) Für drei Gebiete des peruanischen Amazonasbeckens, Iquitos (Dixon & Soini 1975, 1977), Panguana (Meede 1984) und den Rio Tambopata (McDiarmid 1979; Duellman 1989), liegen mehr oder weniger ausführliche Artenlisten vor. Ergänzt werden diese Daten durch eigenes Material und die Auswertung der in der Literaturliste aufgeführten Publikationen. Diese Artenlisten wurden mittels eines faunistischen Ähnlichkeitsfaktors (FÄF) verglichen. Als FÄF wurde die Formel von Duellman (1966), $\text{FÄF} = 2\,C/(N_1 + N_2)$, verwendet, wobei C die Anzahl der gemeinsamen Arten zweier verglichener Herpetofaunen und N_i die Gesamtzahl der Arten der Herpetofauna i symbolisieren. In den Vergleich (Tab. 1) wurde die Herpetofauna von Santa Cecilia in Ecuador einbezogen (Duellman 1978). Diese Gebiete gehören alle zum quartären Ucayali-Napo-Waldrefugium, das sich bei Amphibien durch eine hohe Artenzahl und einen starken Endemismusgrad auszeichnet (Duellman 1982); auch für Reptilien ist die Artenzahl hoch (Tab. 1).

Die Unterschiede zwischen den vier Untersuchungsgebieten sowohl hinsichtlich Reptilien als auch hinsichtlich Amphibien weisen darauf hin, daß sie als vier verschiedene biogeographische Untereinheiten aufgefaßt werden müssen. Für Schmetterlinge teilt Lamas (1982) den cis-andinen Bereich Perus sogar in neun biogeographische Untereinheiten. Detailliertere Erfassungen der Herpetofauna für den gesamten cis-andinen Bereich sind nötig, bevor geklärt werden kann, ob der Unterschied in der Anzahl biogeographischer Untereinheiten zwischen Schmetterlingen und der Herpetofauna real ist oder auf verschieden intensiver Bearbeitung beruht.

Die Herpetofauna am Rio Tambopata unterscheidet sich besonders deutlich von den übrigen Gebieten (Tab. 1). Das bedeutet, daß zwischen dem Rio Tambopata und Panguana eine wirksamere Barriere (vermutlich die Wasserscheide zwischen Ucayali und Madre de Dios) existiert als zwischen den restlichen Gebieten. Bei den Echsen

Tabelle 1: Vergleich der Herpetofaunen in vier Bereichen des oberen Amazonasbeckens. Fettdruck: Anzahl der Arten, die im betreffenden Gebiet bisher nachgewiesen wurden (unbeschriebene Arten blieben unberücksichtigt); Normaldruck: Anzahl gemeinsamer Arten; Kursivdruck: Faunistischer Ähnlichkeitsfaktor. Für jeden Ort stehen Amphibien in der ersten, Echsen einschließlich Amphisbaeniden in der zweiten und Schlangen in der dritten Zeile. Daten für Amphibien aus Henle & Ehrl (in Vorb.).

	Santa Cecilia	Iquitos	Panguana/ Pucallpa	Rio Tambopata
Santa Caecilia	**95**	53	56	39
	30	28	14	8
	53	47	32	20
Iquitos	*0.65*	**68**	—	—
	0.77	**42**	22	13
	0.67	**87**	37	21
Panguana/Pucallpa	*0.65*	—	**77**	35
	0.50	*0.65*	**26**	13
	0.65	*0.56*	**45**	20
Rio Tambopata	*0.51*	—	*0.51*	**59**
	0.31	*0.41*	*0.55*	**21**
	0.49	*0.37*	*0.55*	**28**

besteht auch eine deutliche stufenweise Abnahme der Ähnlichkeit der Artenzusammensetzung vom Rio Tambopata über Panguana und Iquitos nach Santa Cecilia, d. h., bei Echsen werden schrittweise von Nord nach Süd Arten in den Herpetozönosen ausgetauscht. Bei Amphibien fehlt ein solcher stufenweiser Austausch (vgl. Tab. 1). Der großräumige Wechsel im Aufbau der Zönosen (die γ-Diversität, vgl. Cody 1986) wird bei Amphibien und Echsen also vermutlich durch verschiedene Faktoren bestimmt. Für die Ausbreitung von Amphibien dürften wahrscheinlich Wasserscheiden die Haupthindernisse darstellen, für die von Echsen dagegen größere Flüsse.

6) Ebenso wie die höheren Bergzüge im Osten der peruanischen Anden eine eigene zoogeographische Einheit mit endemischen Arten bilden (vgl. Duellman 1979), so müssen möglicherweise auch die niederen Andenausläufer im Amazonasbecken als eigenständige geographische Untereinheiten betrachtet werden. Der neubeschriebene *Anolis albimaculatus* ist bisher nur von den Cordillera Azul bekannt. Weiterhin können die uns vorliegenden, als *Oxyrhopus* cf. *melanogenys* bestimmten Schlangen von diesem Bergzug nicht sicher einer bekannten Art zugeordnet werden. Auch mehrere endemische Amphibienarten sind aus diesem Gebiet bekannt (Duellman & Toft 1979; Henle & Ehrl, in Vorb.).

7) Drei Arten haben ein begrenztes Verbreitungsgebiet im Amazonasbecken Perus und im Osten Brasiliens. Der afrikanische *Hemidactylus mabouia* besitzt in Südamerika in Ostbrasilien einen Verbreitungsschwerpunkt, von dem aus er vermutlich anthropogen entlang des ganzen Amazonas bis nach Peru verschleppt wurde (vgl. Kluge 1969; Vanzolini 1978). Zwei Schlangenarten mit Verbreitungsschwerpunkten im Mato Grosso/Brasilien wurden in begrenzten Gebieten in Peru nachgewiesen: *Micrurus albicinctus* aus Panguana (Meede 1984) und *Chironius* cf. *pyrrhopogon* aus Iquitos (Dixon & Soini 1977). Allerdings wird *C. pyrrhopogon* inzwischen als Unterart der amazonischen *C. exoletus* aufgefaßt (Dixon 1979), hat also ein zusammenhängendes Verbreitungsgebiet von Peru bis Ostbrasilien. Wie bei *C. exoletus* gehören die atlantischen und amazonischen Populationen von *C. carinatus* und *Liophis miliaris* verschiedenen Unterarten an, die vermutlich während der letzten Glazialzeit getrennt wurden (vgl. Dixon 1979). Ein atlantisches und amazonisches Verbreitungsgebiet haben außerdem die weitverbreiteten *C. fuscus*, *C. scurrulus* und *Mabuya bistriata*, allerdings handelt es sich bei letzterer möglicherweise um einen Komplex mehrerer Arten (Rebouças-Spieker 1981 a, b). Auch bei Amphibien treten im amazonischen und atlantischen Bereich nur vikariierende Arten auf (Lynch 1979).

Danksagung

Unser Dank gilt vor allem Dr. W. Böhme (ZFMK) für seine Unterstützung bei der Vorbereitung und Durchführung unserer Sammelreise sowie für seine Ratschläge bei der Auswertung des Materials. Besonderen Dank schulden wir Pedro Medina Pizango (Puerto Maldonado) für seine Gastfreundschaft und Führung am Rio Tambopata; sein Enthusiasmus trug wesentlich zum Gelingen der Sammelreise bei. Occidental Oil (Dr. D. Sellinger, Lima) stiftete einen Freiflug und Unterkunft im firmeneigenen Camp in Andoas. Für organisatorische Unterstützung danken wir außerdem Dr. W. Sachse (Mainz) und Dr. T. Luscombe (Lima). M. Henzl, Naturhistorisches Museum Wien, und Dr. A. Schlüter (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) lasen kritisch unser Manuskript. Den Behörden der Republik Peru danken wir für die erforderlichen Genehmigungen.

Zusammenfassung

1) Als Ergebnis einer dreimonatigen Forschungsreise im Jahre 1983 nach Peru sowie der Auswertung von weiterem Material des ZFMK, das von anderen Sammlern zusammengetragen wurde, werden 104 Reptilienarten aufgelistet und — soweit bekannt — die ökologischen Fundumstände mitgeteilt.

2) Als Neunachweise für Peru konnten zwei Schlangenarten, *Atractus occipitoalbus* und *Oxyrhopus leucomelas*, belegt werden. Dagegen sollte *Leptophis depressirostris* aus der Liste peruanischer Reptilien gestrichen werden.

3) Zwei neue Arten, *Anolis albimaculatus* (Iguanidae) und *Atractus paravertebralis* (Colubridae), sowie eine neue Unterart, *Liophis miliaris intermedius* (Colubridae), werden beschrieben.

4) Das Taxon *Tropidurus thoracicus icae* wird als Synonym der Nominatform aufgefaßt.

5) Einige zoogeographisch oder taxonomisch problematische Funde machen deutlich, daß weitere Untersuchungen, die im Rahmen von Revisionen erfolgen sollten, erforderlich sind: a) Schlangen des *Oxyrhopus melangogenys/trigeminus*-Komplexes sind oft nicht sicher bestimmbar. Vermutlich existieren noch unbeschriebene Arten; b) Die Berechtigung der Unterart *Pseudoeryx plicatilis mimeticus* bedarf der Überprüfung.

6) Zwei hypothetische Freilandbastarde zwischen *Neusticurus ecpleopus* und *N. strangulatus* werden diskutiert.

Resumen

1) Se realizó un viaje de recoleccíon herpetológica al Perú en 1983. Es material obtenido fué complementado con el de otros coleccionistas depositado en la coleccion de ZFMK y dió como resultado 104 especies de reptiles. Para la mayoría de estas especies de reptiles se cita observaciones ecologicas.

2) Del Perú se registra por primera vez las serpientes *Atractus occipitalbus* y *Oxyrhopus leucomelas*.

3) Se describe las siguentes especies nuevas: *Anolis albimaculatus* (Iguanidae) y *Atractus paravertebralis* (Colubridae), y la siguente subespecie nueva: *Liophis miliaris intermedius* (Colubridae).

4) Se pone *Tropidurus thoracicus icae* en la forma nominale.

5) Algunas especimenes presentan problemas zoogeográficos y taxonómicos que necesitan estudios detailados para resolver: a) A veces es imposible determinar con certeza las serpientes del grupo *O. melanogenys/trigeminus* ya que posiblemente contienen especies aún no descritas; b) La subespecie *Pseudoeryx plicatilis mimeticus* probablemente no tiene validez.

6) Discutimos dos hibridos hipotéticos entre *Neusticurus ecpleopus* y *N. strangulatus.*

Literatur

Beck, S. & H. Ellenberg (1960): Entwicklungsmöglichkeiten im Andenhochland in ökologischer Sicht. — Lehrstuhl Geobotanik, Göttingen.

Boulenger, G. A. (1903): Descriptions of new snakes in the collection of the British Museum. — Ann. Mag. Nat. Hist. 12 (7): 354.

Campbell, J. A., & W. A. Lamar (1989): The Venomous Reptiles of Latin America. — Cornell Univ. Press, New York.

Carrillo de Espinoza, N. (1966): Contribución al conocimiento de los Boideos Peruanos (Boidae, Ophidia, Reptilia). — Rev. Cienc., Lima, 58: 1—51.

Carrillo de Espinoza, N. (1970): Contribución al conocimiento de los reptiles del Perú (Squamata, Crocodylia, Testudinata: Reptilia). — Publnes Mus. Hist. nat. Lima, Ser. A, Zool. 22: 1—64.

Carrillo de Espinoza, N. (1974): *Sibynomorphus williamsi* nov. sp. (Serpentes: Colubridae). — Publnes Mus. Hist. nat. Lima, Ser. A, Zool. 24: 1—16.

Carrillo de Espinoza, N. (1983a): List of Peruvian *Anolis* with distributional data (Sauria: Iguanidae). — In: Rhodin, A. G. J. & K. Miyata: Advances in Herpetology and Evolutionary Biology, 406—411. Mus. Comp. Zool., Cambridge.

Carrillo de Espinoza, N. (1983b) Contribución al conocimiento de las serpientes venenosas del Perú de las familias Viperidae, Elapidae e Hydrophiidae (Ophidia: Reptilia). — Publnes Mus. Hist. nat. Lima, Ser. A, Zool. 30: 1—55.

Carrillo de Espinoza, N. (1987): Hallazgo de *Eretmochelys imbricata bissa* (Ruppel) en la costa norte del Perú (Testudinata: Chelonidae). — Biota, Rev. Cienc. Biol., Lima, 13 (94): 40—45.

Carrillo de Espinoza, N. & G. Lamas (1985): Un nuevo registro de tortuga terrestre para el Peru (Reptilia: Testudinata). — Publnes Mus. Hist. nat. Lima, Ser. A, Zool. 31: 1—6.

Cody, M. L. (1986): Diversity, rarity, and conservation in Mediterranean-climate regions. — In: Soulé, M. E.: Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity, 122—152. Sinauer, Sunderland/Massachusetts.

Cunha, O. R. da & F. P. do Nascimento (1982): Ofidios da Amazônia. XIV. As espécies de *Micrurus*, *Bothrops*, *Lachesis* e *Crotalus* do Sul do Pará e oeste do Maranhão, incluido áreas de cerrado deste estado (Ophidia: Elapidae e Viperidae). — Bol. Mus. Paraense Emilio Goeldi, n. sér. Zool. 112: 1—58.

Dixon, J. R. (1973): A systematic review of the teiid lizards, genus *Bachia*, with remarks on *Heterodactylus* and *Anotosaura*. — Misc. Publs Mus. nat. Hist. Univ. Kansas 57: 1—47.

Dixon, J. R. (1979): Origin and distribution of reptiles in lowland tropical rainforests of South America. — In: Duellman, W. E.: The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal, 217—240. — Monogr. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas 7.

Dixon, J. R. (1983a) Taxonomic status of the South American snakes *Liophis miliaris*, *L. amazonicus*, *L. chrysostomus*, *L. mossoroensis* and *L. purpurans* (Colubridae: Serpentes). — Copeia 1983: 791—802.

Dixon, J. R. (1983b): The *Liophis cobella* group of the Neotropical colubrid snake genus *Liophis*. — J. Herpetol. 17: 149—165.

Dixon, J. R. (1989): A key and checklist to the snake genus *Liophis* with country lists and maps. — Smithsonian Herpetol. Inform. Serv. 79: 1—28.

Dixon, J. R. & R. B. Huey (1970): Systematics of the lizards of the gekkonid genus *Phyllodactylus* of mainland South America. — Contr. Sci. nat. Hist. Mus. Los Angeles County 192: 1—78.

Dixon, J. R. & P. Soini (1975): The reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru. I. Lizards and amphisbaenians. — Contr. Biol. Geol. Milwaukee Publ. Mus. 4: 1—58.

Dixon, J. R. & P. Soini (1977): The reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru. II. Crocodilians, turtles, and snakes. — Contr. Biol. Geol. Milwaukee Publ. Mus. 12: 1—91.

Dixon, J. R. & J. W. Wright (1975): A review of the lizards of the iguanid genus *Tropidurus* in Peru. — Contr. Sci. nat. Hist. Mus. Los Angeles County 271: 1—39.

Duellman, W. E. (1966): The Central American herpetofauna: an ecological perspective. — Copeia 1966: 700—719.

Duellman, W. E. (1973): Descriptions of new lizards from the Upper Amazon Basin. — Herpetologica 28: 228—231.

Duellman, W. E. (1978): The biology of an Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. — Misc. Publs Mus. nat. Hist. Univ. Kansas 65: 1—352.

Duellman, W. E. (1979): The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation, and present communities. — In: Duellman, W. E.: The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal, 371—459. Monogr. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas 7.

Duellman, W. E. (1982): Quaternary climatic-ecological fluctuations in the lowland tropics: frogs and forests. — In: Prance, G. T.: Biological Diversification in the Tropics, 389—402. Columbia Univ. Press, New York.

Duellman, W. E. (1987): Lizards in an Amazonian rain forest community: resource utilization and abundance. — Nat. Geogr. Res. 3: 489—500.

Duellman, W. E. (1989): Tropical herpetofaunal communities: patterns of community structure in Neotropical rainforests. — In: Harmelin-Vivien, M. L. & F. Bourlière: Vertebrates in Complex Tropical Systems, 61—88. Springer, New York.

Duellman, W. E. & C. A. Toft (1979): Anurans from Serranía de Sira, Amazonian Perú: taxonomy and biogeography. — Herpetologica 35: 71—77.

Etheridge, R. (1970): A review of the South American iguanid lizard genus *Plica*. — Bull. Brit. Mus. nat. Hist., Zool., London, 19: 237—256.

Fritts, T. H. (1974): A multivariate evolutionary analysis of the Andean iguanid lizards of the genus *Stenocercus*. — San Diego Soc. nat. Hist. Mem. 7: 1—89.

Gallagher, D. S. & J. R. Dixon (1980): A new lizard (Sauria: Teiidae: *Kentropyx*) from Brazil. — Copeia 1980: 616—620.

Gallagher, D. S., J. R. Dixon & P. J. Schmidly (1986): Geographic variation in the *Kentropyx calcarata* species group (Sauria: Teiidae): a possible example of morphological character displacement. — J. Herpetol. 20: 179—189.

Hahn, D. E. (1980): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Anomalepidae, Leptotyphlopidae, Typhlopidae. — Tierreich 101: 1—93.

Henderson, R. W., J. R. Dixon & P. Soini (1979): Resource partitioning in Amazonian snake communities. — Milwaukee Publ. Mus. Contr. Biol. Geol. 22: 1—11.

Henle, K. (1986): The status of *Bufo poepiggii* Tschudi, 1845 (Anura: Bufonidae). — Studies Neotrop. Fauna Environm. 20: 167—173.

Hirth, H. F. (1963): Ecology of two lizards on a tropical beach. — Ecol. Monogr. 33: 83—112.

Hoge, A. R. (1965): Preliminary account on Neotropical Crotalinae (Serpentes, Viperidae). — Mem. Inst. Butantan 32: 109—184.

Hoogmoed, M. S. (1973): Notes on the Herpetofauna of Surinam IV. — Biogeographica 4; Junk, The Hague.

Hoogmoed, M. S. & U. Gruber (1983): Spix and Wagler type specimens of reptiles and amphibians in the natural history musea in Munich (Germany) and Leiden (The Netherlands). — Spixiana, Suppl. 9: 319—415.

Hueck, K. (1966): Die Wälder Südamerikas. — Fischer, Stuttgart.

Kluge, A. G. (1969): The evolution and geographical origin of the New World *Hemidactylus mabouia-brookii* complex (Gekkonidae, Sauria). — Misc. Publs Mus. Zool. Univ. Michigan 138: 1—78.

Koepcke, H. W. (1958): Über die Wälder an der Westseite der peruanischen Anden und ihre tiergeographischen Beziehungen. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1957: 108—119.

Koepcke, H. W. (1961): Synökologische Studien an der Westseite der peruanischen Anden. — Bonn. geogr. Abh. 29: 1—320.

Koepcke, H. W. & M. Koepcke (1953): Die warmen Feuchtluftwüsten Perus (Eine Einteilung in Lebensstätten unter besonderer Berücksichtigung der Vögel). — Bonn. zool. Beitr. 4: 79—146.

Kramer, G. (1937): Beobachtungen über Paarungsbiologie und soziales Verhalten von Mauereidechsen. — Z. Morphol. Ökol. Tiere 32: 752—784.

Lamas, G. (1982): A preliminary zoogeographical division of Peru based on butterfly distributions (Lepidoptera, Papilionoidea). — In: Prance, G. T.: Biological Diversification in the Tropics, 336—357. Columbia Univ. Press, New York.

Lescure, J. & J. P. Gasc (1986): Partage de l'éspace forestier par les amphibiens et les reptiles en Amazonie du Nord-Ouest. — Caldasia, Bogota 15: 707—723.

Lynch, J. D. (1979): The amphibians of the lowland tropical forests. — In: Duellman, W. E.: The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal, 189—215. Monogr. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas 7.

Markezich, A. L. & J. R. Dixon (1979): A new South American species of snake and comments on the genus *Umbrivaga*. — Copeia 1979: 698—701.

McDiarmid, R. W. (1979): Reptiles and amphibians. — In: Pearson, D. L.: Preliminary Floral and Faunal Survey, Tambopata Reserved Zone, Madre de Dios, Peru, 6—7, 26. Peruvian Safari, Lima.

Meede, U. (1984): Herpetologische Studien über Echsen (Sauria) in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes in Peru: Morphologische Kriterien, Autökologie und Zoogeographie. — Diss. Univ. Hamburg.

Mertens, R. (1973): Bemerkenswerte Schlanknattern der neotropischen Gattung *Leptophis*. — Stud. Neotrop. Fauna 8: 141—154.

Myers, C. W. (1974): The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae) a genus of New World snakes. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 153: 1—262.

Myers, C. W. (1982): Blunt-headed vine snakes (*Imantodes*) in Panama, including a new species and other revisionary notes. — Amer. Mus. Nov. 2738: 1—50.

Myers, C. W. (1986): An enigmatic new snake from the Peruvian Andes, with notes on the Xenodontini (Colubridae: Xenodontinae). — Amer. Mus. Nov. 2853: 1—12.

Orejas-Miranda, B. R. (1969): Tres nuevos *Leptotyphlops* (Reptilia: Serpentes). — Comun. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo 10 (124): 1—11.

Pefaur, J. E., J. Davila, E. Lopez & A, Nuñez (1978): Distribución y clasificatión de los reptiles del Departamento de Arequipa — Bull. Inst. fr. Etude andines 7: 129—139.

Pèrez-Santos, C. & A. G. Moreno (1988): Ofidios de Colombia. — Mus. Reg. Sci. Nat. Torino Monogr. 6: 1—517.

Peters, J. A. (1960): The snakes of the subfamily Dipsadinae. — Misc. Publs Mus. Zool. Univ. Michigan 114: 1—224.

Peters, J. A. & R. Donoso-Barros (1970): Catalogue of the Neotropical squamata: Part II. Lizards and amphisbaenians. — US Natl. Mus. Bull. 297: 1—293.

Peters, J. A. & B. Orejas-Miranda (1970): Catalogue of the Neotropical Squamata. Part I. Snakes. — US Natl. Mus. Bull. 297: 1—347.

Podloucky, R. (1987): The turtles of the lower Rio Yuyapichis — a contribution to the turtle fauna of Peru. — Proc. 4th Ord. Gen. Meet. Soc. Europ. Herpetol., Nijmegen, 321—324. Fac. Sci. Univ. Nijmegen, Nijmegen.

Prado, A. & A. R. Hoge (1947): Observaciones sobre serpentes de Perú. — Mem. Inst. Butantan 20: 283—296.

Presch, W. (1973): A review of the tegus lizard genus *Tubinambis* (Sauria, Teiidae) from South America. — Copeia 1973: 740—746.

Pritchard, P. C. H. (1979): Encyclopedia of Turtles. — T. F. H. Publications, Neptune & Surrey.

Pritchard, P. C. H. & P. Trebbau (1984): The Turtles of Venezuela. Soc. Stud. Amph. Rept., Athens.

Rebouças-Spieker, R. (1981a): Sobre uma espécie de *Mabuya* do nordeste do Brasil (Sauria, Scincidae). — Pap. Av. Zool. 34: 121—123.

Rebouças-Spieker, R. (1981b): Sobre uma espécie de *Mabuya* da Amazonia Brasileira (Sauria, Scincidae). — Pap. Av. Zool. 34: 161—163.

Roze, J. A. (1957): Resumen de una revision del genero *Hydrops* (Wagler), 1830 (Serpentes: Colubridae). — Acta biol. Venez. 2: 51—95.

Roze, J. A. (1967): A checklist of the New World coral snakes (Elapidae) with descriptions of new forms. — Amer. Mus. Nov. 2287: 1—60.

Savage, J. M. (1960): A revision of the Ecuadorian snakes of the colubrid genus *Atractus*. — Misc. Publs Mus. Zool. Univ. Michigan 112: 1—86.

Sherbrooke, W. C. (1975): Reproductive cycle of a tropical lizard, *Neusticurus ecpleopus* Cope, in Peru. — Biotropica 7: 194—207.

Stamps, J. A. (1977): Social behavior and spacing patterns in lizards. — In: Gans, C. & D. W. Tinkle: Biology of the Reptilia. Vol 7, 265—334. Acad. Press, London.

Stuart, L. C. (1941): Studies of Neotropical Colubrinae. VIII. A revision of the genus *Dryadophis* Stuart, 1939. — Misc. Publs Mus. Zool. Univ. Michigan 49: 1—107.

Tosi, J. A. (1960): Zonas de vida natural en el Perú. — Inst. Interamer. Cienc. Agricol. Bol. Téc., Lima 5: 1—271.

Tschudi, J. J. von (1844—6): Untersuchungen über die Fauna Peruana. St. Gallen.

Uzzell, T. M. (1966): Teiid lizards of the genus *Neusticurus* (Reptilia, Sauria). — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 132: 279—327.

Uzzell, T. M. (1970): Teiid lizards of the genus *Proctoporus* from Bolivia and Peru. — Postilla 142: 1—39.

Uzzell, T. M. (1973): A revision of lizards of the genus *Prionodactylus*, with a new genus for *P. leucostictus* and notes on the genus *Euspondylus* (Sauria, Teiidae). — Postilla 159: 1—67.

Vanzolini, P. E. (1978): On South American *Hemidactylus* (Sauria, Gekkonidae). — Pap. Av. Zool. 31: 307—343.

Vanzolini, P. E. (1986): Addenda and corrigenda to the catalogue of Neotropical Squamata. — Smithsonian Herpet. Inf. Serv. 70: 1—25.

Wermuth, H. & R. Mertens (1977): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. — Tierreich, Berlin 100: 1—174.

Williams, E. E. (1974): South American *Anolis*: three new species related to *Anolis nigrolineatus* and *A. dissimilis*. — Breviora 422: 1—15.

Williams, E. E. (1976): South American anoles: The species groups. — Pap. Av. Zool. 29 (26): 259—268.

Williams, E. E. & W. E. Duellman (1984): A new species of the *Anolis aequatorialis* group from Ecuador and Colombia. — Spec. Publs Univ. Kansas Mus. nat. Hist. 10: 257—266.

Dr. Klaus Henle, Institut für Landschaftsplanung, Keplerstraße 11, D-7000 Stuttgart 1, Bundesrepublik Deutschland.

Andreas Ehrl, Pfarrhausstraße 15, D-7000 Stuttgart 80, Bundesrepublik Deutschland.

Appendix: Checklist of Peruvian Reptiles

No complete checklist of the Peruvian species of reptiles exists. The following compilation is based on our own material, on an evaluation of the literature cited in the main part of this paper, and the following publications: Carillo de Espinoza & Lamas (1985), Dixon (1989), Myers (1986), and Vanzolini (1986 — plus references therein). Names in bold refer to species for which there are voucher specimens or photographic documents in the colletion of the ZFMK.

Testudines:

Chelonia mydas
Chelus fimbriatus
Dermochelys coriacea
Eretmochyles imbricata
Geochelone carbonaria, ***G. denticulata***
Lepidochelys olivacea
Podocnemis expansa, *P. sextuberculata*, ***P. unifilis***
Peltocephalus dumerilianus
Phrynops geoffroanus, ***P. gibbus***, *P. nasutus*
Platemys platycephala
Kinosternon scorpioides

Crocodilia:

Caiman crocodilus
Crocodilus acutus, *C. intermedius*
Melanosuchus niger
Palaeosuchus trigonatus, *P. palpebrosus*

Sauria:

Gekkonidae:

Gonatodes articullaris, *G. concinnatus*, ***G. hasemani***, ***G. humeralis***
Hemidactylus mabouia
Lepidoblepharis festae
Phyllodactylus angustidigitus, *P. clinatus*, ***P. gerrhopygus***, *P. inaequalis*, *P. interandinus*, *P. johnwrighti*, *P. kofordi*, ***P. lepidopygus***, ***P. microphyllus***, *P. reissii*, *P. sentosus*
Pseudogonatodes barbouri, *P. guianensis*, *P. peruvianus*
Thecadactylus rapicauda

Iguanidae:

Anolis albimaculatus, *A. boettgeri*, *A. bombiceps*, ***A. chrysolepis***, ***A. dissimilis***, ***A. fuscoauratus***, *A. laevis*, ***A. ortonii***, *A. punctatus*, *A. transversalis*, *A. trachyderma*
Ctenoblepharis adspersus
Enyalioides cofanorum, *E. laticeps*, ***E. palpebralis***
Iguana iguana
Liolaemus alticolor, *L. annectens*, *L. insolitus*, *L. mocquardi*, *L. modestus*, ***L. multiformis***, *L. ortizi*, *L. pantherinus*, *L. pulcher*
Morunasaurus annularis
Ophryoessoides aculeatus, *O. scapularis*
Phrynosaura stolzmanni
Plica plica, ***P. umbra***
Polychrus liogaster, ***P. marmoratus***, *P. peruvianus*
Stenocercus apurimacus — *S. chrysopygus*, *S. crassicaudatus*, ***S. cupreus***, *S. empetrus*, *S. ivitus*, *S. melanopygus* *S. modestus*, *S. nigromaculatus*, *S. nubicola*, *S. ochoai*, *S. orientalis*, *S. ornatus*, *S. ornatissimus*, *S. praeornatus*, ***S. roseiventris***, *S. variablis*
Tropidurus arenarius, *T. heterolepis*, ***T. koepckeorum***, *T. melanopleurus*, ***T. occipitalis***, ***T. peruvianus***, *T. quadrivittatus*, ***T. theresiae***, ***T. thoracicus***, ***T. tigris***
Uracentron flaviceps, *U. azureum*

Scincidae:

Cryptoblepharus poecilopleurus
Mabuya bistriata

Teiidae:

Alopoglossus andeanus, ***A. angulatus***, ***A. atriventris***, *A. buckleyi*
Ameiva ameiva, *A. bifrontata*, *A. edracantha*
Arthrosaura reticulata
Bachia barbouri, *B. huallagana*, *B. intermedia*, *B. peruana*, ***B. trinasale***
Callopistes flavipunctatus
Cercosaura ocellata
Dicrodon guttulatum, ***D. heterolepis***, *D. holmbergi*
Dracaena guianensis
Euspondylus maculatus, *E. rahmi*, *E. simonsii*, *E. spinalis*
Iphisa elegans
Kentropyx altamazonicus, ***K. pelviceps***
Leposoma parietale, *L. southi*
Macropholidus ruthveni
Neusticurus ecpleopus, ***N. strangulatus***
Pantodactylus schreibersii
Pholidobolus anomalus
Prionodactylus argulus, *P. manicatus*
Proctoperus bolivianus, *P. guentheri*, *P. pachyurus*, *P. ventrimaculatus*
Ptychoglossus brevifrontalis, *P. picticeps*
Tubinambis teguixin

Anguidae:

Diploglossus fasciatus

Amphisbaenidae:
Amphisbaena alba, A. fuliginosa, A. occidentalis, A. pericensis, A. polygrammica, A. slateri

Serpentes:
Leptotyphlopidae:
Leptotyphlops diaplocius, L. melanurus, ***L. peruvianus****, L. rubrolineatus, L. rufidorsus, L. subcrotillus, L. taegui, L. tesselatus, L. tricolor*
Typhlopidae:
Typhlops brongersmianus, T. reticulatus
Aniliidae:
Anilus scytale
Anomalepidae:
Anomalepis aspinosus
Boidae:
Boa constrictor
Corallus caninus*, C. enydris*
Epicrates cenchria
Eunectes murinus
Tropidophis paucisquamis, T. taczanowskyi
Colubridae:
Apostolepis nigroterminata
Atractus bocourti, A. collaris, A. dunni, A. elaps, A. emmeli, A. latifrons, A. major, ***A. occipitoalbus****,* ***A. paravertebralis****, A. peruvianus, A. pauciscinctus, A. poeppigi, A. torquatus, A. vertebralis*
Chironius carinatus*, C. laevicollis, C. pyhrropogon, C. scurrulus*
Clelia bicolor, ***C. clelia***
Coniophanes dromiciformis
Dendrophidion brunneus, D. dendrophis
Dipsas boettgeri, ***D. catesbyi****, D. indica, D. latifasciata, D. peruana, D. polylepis, D. schunkii, D. variegata, D. vermiculata*
Drepanoides anomalus
Drymarchon corais
Drymobius rhombifer
Drymoluber dichrous
Erythrolamprus aesculapii, E. minus
Helicops angulatus*, H. leopardinus, H. pastazae, H. polylepis*
Hydrops martii, ***H. triangularis****, H. yacu*
Imantodes cenchoa*,* ***I. lentiferus***
Leptodeira annulata*, L. septentrionalis*
Leptophis ahaetulla*, L. cupreus, L. riveti*
Liophis breviceps, ***L. cobella****, L. epinephelus, L. festae,* ***L. miliaris****, L. problematicus,* ***L. reginae****, L. taeniurus, L. typhlus*
Mastigodryas boddaerti*, M. heathii*
Oxybelis aeneus, ***O. argeteus****,* ***O. fulgidus***
Oxyrhopus doliatus, ***O. fitzingeri****, O. formosus,* ***O. leucomelas****, O. marcapatae,* ***O. melanogenys****,* ***O. petola****, O. trigeminus*
Philodryas elegans, P. olfersii, P. simonsii, P. tachymenoides, ***P. viridissimus***
Pseudoboa coronata
Pseudoeryx plicatilis
Pseustes poecilonotus*, P. sulphureus*
Rhadinaea brevirostris, R. lateristriga, R. occipitalis
Sibynomorphus vagrans, S. vagus, S. williamsi
Siphlophis cervinus
Spilotes pullatus
Tachymenis affinis, T. attenuata, T. elongata, ***T. peruviana****, T. tarmensis*

Tantilla capistrata, *T. melanocephala*
Thamnodynastes pallidus
Tripanurgus compressus
Umbrivaga pygmaea
Xenodon rabdocephalus, ***X. severus***
Xenopholis scalaris

Crotalidae:
Bothriopsis bilineata, *B. oligolepis*, ***B. peruviana***, *B. taeniata*
Bothrops andianus, ***B. atrox***, *B. barnetti*, *B. brazili*, *B. microphthalmus*, *B. pictus*, *B. roedingeri*
Crotalus durissus
Lachechis muta
Porthidium hyoprora

Elapidae:
Micrurus annellatus, ***M. filiformis***, *M. hemprichii*, ***M. langsdorffi***, ***M. lemniscatus***, *M. margaritiferus*, *M. mertensi*, *M. narduccii*, *M. peruvianus*, *M. putumayensis*, ***M. spixii***, *M. surinamensis*, ***M. tschudii***

Hydrophidae:
Pelamis platurus

Seven species reported from Peru are ommitted from our checklist. Meede (1984) was the first author mentioning the turtle *Platemys radiolata* for Peru: from Panguana. However, the species does not live in Panguana nor has been found anywhere else in Peru (Podloucky 1987). Reports of the teiid *Kentropyx calcaratus* are based on misidentified *K. altamazonicus* (see main part of text). The Peruvian specimens of the snake "*Atractus badius*" mentioned by Dixon & Soini (1977) represent an undescribed species (fide Hoogmoed 1980). Reports of *Liophis albiventris* like those of *Leptophis depressirostris* are based on misidentifications (see main part of text and Dixon & Soini [1977]). Definite proofs for the presence of the snakes *Bothrops albocarinatus* and *B. pulcher* are lacking for Peru (Campbell & Lamar 1989). However, *Micrurus karlschmidti* is supposed to live in Peru but Campbell & Lamar (1989) neither present voucher specimens nor did they include any Peruvian locality in the distribution map for this species.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 2	S. 181—186	Bonn, Juni 1991

Contribution à la faune herpétologique des Iles Méditerranéennes: Présence de la Couleuvre vipérine *Natrix maura* (Reptilia, Colubridae) en Corse

R. Fons, H. Saint Girons, M. Salotti, M. Cheylan & J. P. Clara

Abstract. Three specimens *Natrix maura* have been discovered in Corsica: one adult near Sartene (South-West) 400 m a. s. l. and two juveniles, seven to eight months old, in the eastern plains near Aleria. The photographs of the adult and the study of the two collected juveniles confirm beyond doubt the identification. Rather abundant in Sardinia and the satellite islands, *Natrix maura* was unknown from Corsica, an island exhibiting a particularly poor snake fauna. Concerning the terrestrial vertebral communities of the Corsico-Sardinian entity, the authors point to the different hypotheses explaining so late a discovery. Whatever the origin of the Corsican *N. maura* populations may be, their evolution and their impact on the endemic amphibians must be carefully investigated.

Key words. Reptilia, Colubridae, *Natrix maura*, Mediterranean Isles, Corsica.

Introduction

Natrix maura (L., 1758) est un serpent méditerranéen occidental, répandu dans les deux tiers méridionaux de la France, le sud-ouest de la Suisse (Cantons du Valais, de Vaud et de Genève), l'extrême nord-ouest de l'Italie (Ligurie, Piémont), toute la Péninsule Ibérique et la Berbèrie, ainsi que les îles Baléares et la Sardaigne (Schätti 1982). A l'Est, il est remplacé par une espèce vicariante, *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768), largement répandue en Italie et jusqu'en Asie occidentale, mais absente de Sicile (Arnold & Burton 1978). Ces deux Couleuvres ont une répartition strictement allopatrique et, entrant en concurrence, ne peuvent cohabiter (Saint Girons 1986).

Despax (1926) et Angel (1946, p. 144) incluent la Corse dans l'aire de répartition de *Natrix maura*, sans citer de source. Cependant, tous les auteurs postérieurs sont d'accord pour admettre que les seuls serpents présents sur cette île sont *Coluber viridiflavus* (Lacépède, 1789) et *Natrix natrix* (L., 1758) (p. ex. Mertens 1957; Bruno 1977; Bodinier 1981; Lanza 1988; Castanet & Guyetant 1989).

La récolte récente de trois individus de *Natrix maura* en Corse constitue une preuve tangible de la présence de cette espèce sur l'île.

Localités de capture et description des spécimens

Un adulte se chauffant au soleil a été capturé et photographié par A. Murgia en 1980 sur la commune de Sartène (Sud-Ouest de la Corse, 400 m d'altitude environ) à 50 m d'une source donnant un ru canalisé qui s'écoule parmi les cistes, lentisques, noyers, jardins et se jette dans le Manzoluccia, ruisseau plus important.

Deux individus jeunes ont été capturés, en 1985, sur la commune d'Aléria (plaine orientale, 20 m d'altitude environ) entre la route nationale et la mer, sur le domaine de Casabianda, près d'un canal allant à l'étang del Sale. Ces deux localités sont très éloignées l'une de l'autre et séparées par une barrière montagneuse (fig. 1).

Les deux jeunes (un mâle et une femelle) mis en collection présentent les caractères suivants: longueur tête et corps, 161 mm chez le mâle et 154 mm chez la femelle. Longueur de la queue 45 et 36 mm respectivement. Les plaques ventrales sont au nombre de 152 et 155, l'anale est divisée, les sous-caudales au nombre de 66 et 50—49. Chez les deux spécimens, les écailles dorsales, en 21 rangées au milieu du corps, sont fortement carénées, les internasales très rétrécies en avant, presque triangulaires et la nasale suturée à sa partie inférieure. Il y a de chaque côté, 1 loréale, 2 postoculaires et 7 labiales supérieures, les troisième et quatrième bordant l'oeil. Le mâle possède 2 préoculaires et 9 labiales inférieures, les quatre premières en contact avec la mentonnière et 1+3 temporales. Chez la femelle, il y a une seule préoculaire mais 10 labiales inférieures, les cinq premières en contact avec la mentonnière et 1+2 temporales. Après conservation dans le formol, la teinte de fond des téguments est très claire, avec des marques sombres identiques chez les deux individus. Leur patron est constitué, sur le dos par un zig-zag vertébral, le plus souvent continu, sur les flancs par des tâches transversales situées au niveau des angles rentrants du zig-zag et atteignant les ventrales, sur le ventre et le dessous de la queue par des marques plus ou moins quadrangulaires, en damier. Les plaques céphaliques sont sombres, les écailles labiales bordées de noir. Il existe une bande temporale oblique et un croissant occipital joignant chaque pariétale au début du zig-zag dorsal. L'ensemble de ces caractères ne laisse aucun doute sur la détermination de ces deux spécimens.

D'après leur taille, ils sont âgés de 7 à 8 mois environ (Duguy & Saint Girons 1966).

Discussion

L'ensemble des modifications observées dans le cadre des situations d'isolement ou «Syndrome d'Insularité» (Blondel 1986) se caractérise, pour beaucoup de peuplements insulaires, par une diminution des espèces (Mac-Arthur & Wilson 1967; Blondel 1979; Williamson 1981). La pauvreté spécifique de la Corse en serpents, malgré la grande variété des conditions écologiques, est un de ses caractères faunistiques marquants. En effet, sur 11 espèces vivant, du sud de la France à la Toscane, dans des biotopes largement représentés en Corse, deux seulement étaient jusqu'à présent connues sur cette île: *Natrix natrix* et *Coluber viridiflavus*.

L'absence de plusieurs de ces serpents, notamment des genres *Elaphe* et *Vipera*, pourrait s'expliquer par celle des petits rongeurs Microtinés qui forment souvent l'essentiel de leur nourriture. En effet, plusieurs genres (*Microtus*, *Pitymys*, *Clethrionomys*, *Arvicola*) font défaut en Corse. Toutefois, *Coronella girondica* (Daudin, 1803), prédateur de petits lézards et *Natrix maura* qui se nourrit de poissons, d'amphibiens aquatiques et parfois d'invertébrés tels que les lombrics, pourraient certainement vivre en Corse. Il devrait en être de même pour *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804). Son régime assez éclectique et composé en proportions variables de reptiles, d'oiseaux et de mammifères, ne diffère guère de celui de *Coluber viridiflavus*. L'une et l'autre, volontiers ophiophages entrent sans doute en concurrence. Notons toutefois que, n'ayant pas les mêmes besoins thermiques, elles se remplacent en altitude (Livet 1979).

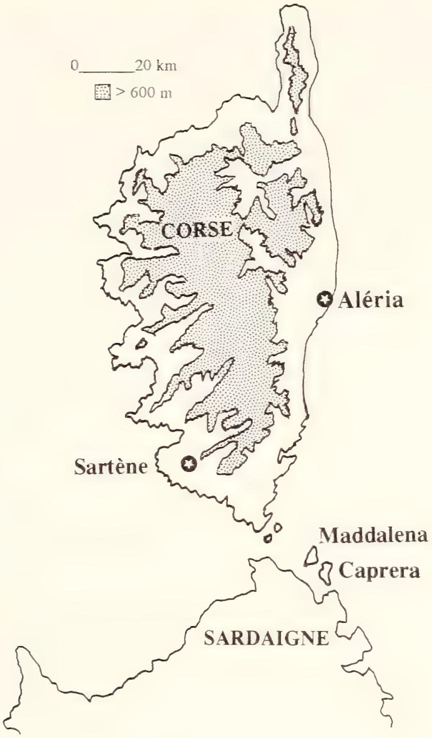


Fig. 1: La Corse, figurée avec son relief montagneux (en grisé), montre l'éloignement des deux localités de capture de *Natrix maura.*

De toute façon, la présence de *Natrix maura* en Sardaigne (Bruno 1977; Lanza 1983) et sur ses îles satellites de La Maddalena et Caprera, situées seulement à une dizaine de kilomètres du littoral corse (Borri & al 1988) (fig. 1), démontre que cette Couleuvre n'était pas absente de Corse pour des raisons écologiques.

Une espèce très discrète et/ou inféodée à un milieu très spécifique, peut échapper longtemps à l'attention des zoologistes. Ce n'est pas le cas pour *Natrix maura*, serpent semi-aquatique diurne, très visible lorsqu'il se chauffe au soleil sur les berges ou chasse dans l'eau à proximité (Duguy & Saint Girons 1966; Schätti 1982). D'autant que cette espèce fréquente aussi bien les torrents de montagne jusqu'à 1200 à 1500 m, que les rivières de plaine ou les bords des étangs. En outre, dans la région méditerranéenne tout au moins, elle est le plus souvent très abondante localement. Le fait que la Couleuvre vipérine n'ait jamais été signalée en Corse signifie qu'elle était, ou absente, ou très localisée. Faute d'indication précise, il est difficile de tenir compte de la compilation d'Angel (1946) qui cite, par erreur, 5 espèces d'amphibiens et de reptiles inconnues sur cette île. Il ne serait pas le seul auteur à avoir, en donnant une répartition géographique générale, regroupé abusivement les faunes de Corse et de Sardaigne. Dans ces conditions, il est logique de supposer que les captures de la Couleuvre vipérine en Corse font suite à des introductions assez récentes pour que, tout en constituant au moins une population reproductrice, l'espèce n'ait pas encore pu coloniser tous les milieux favorables.

Dans l'aire de répartition de l'espèce, les populations de *Natrix maura* ne présentent qu'une faible différenciation morphologique. Tout au plus, peut-on signaler les variations irrégulières de la proportion de la forme rayée (de 10 à 50 %) et une tendance clinale à l'augmentation du nombre des rangées d'écailles dorsales du nord au sud (Schätti 1982). D'après cet auteur, les populations sardes se rapprocheraient plutôt de celles d'Afrique du Nord que de celles de Provence et leur faible différenciation morphologique suggèrerait une colonisation passive récente (transport par l'homme). Le fait que les deux spécimens corses soient pourvus de 21 rangées d'écailles dorsales (en moyenne 19,75 pour la Provence et l'Italie, 20,92 pour la Sardaigne) est une légère présomption en faveur d'une origine sarde.

Toutefois, en matière de répartition géographique, des données négatives ne constituent pas une preuve. Nous n'avons d'ailleurs aucune indication directe d'une introduction récente, volontaire ou non. On ne peut donc pas écarter totalement l'hypothèse d'une présence plus ou moins ancienne de *Natrix maura* en Corse.

Les peuplements des îles méditerranéennes, en particulier de la Corse et de la Sardaigne, sont encore mal compris. On distingue plus ou moins clairement un stock ancien, datant du Pliocène inférieur, puis des arrivées ultérieures lors de contacts sporadiques avec le continent. Le dernier semble contemporain de la régression cassienne, il y a environ un million d'années. Les extinctions naturelles ont dû être nombreuses au cours de ces longues périodes, comme dans tous les systèmes insulaires. Malheureusement les faunes des vertébrés terrestres ont été profondément bouleversées au cours des dix derniers millénaires: introductions volontaires ou non; extinctions consécutives à ces introductions; action directe de l'Homme (voir Lanza 1983, 1988, pour les faunes herpétologiques). En ce qui concerne les serpents, les données paléontologiques suggèrent que *Natrix natrix* et *Coluber viridiflavus* étaient présents depuis le quaternaire mais on ne sait toujours pas si la présence en Sardaigne de *Natrix maura*, *Elaphe longissima* et *Coluber hippocrepis* est due, ou non, à des introductions par l'Homme.

Quoi qu'il en soit, il n'en serait pas moins intéressant de préciser la répartition actuelle de la Couleuvre vipérine en Corse et de suivre de près l'évolution de ses populations, ainsi que leur impact sur celles des amphibiens, particulièrement les espèces endémiques.

Remerciements

Depuis de nombreuses années, dans le cadre de notre programme «Insularité», R. Miniconi, J. P. Panzani, J. M. Culioli & Ch. H. Bianconi, nous apportent, sur le terrain, une aide constante et déterminante. Qu'ils en soient remerciés.

Résumé

Trois spécimens de la Couleuvre *Natrix maura* ont été récemment découverts en Corse: un adulte près de Sartène (Sud-Ouest de l'Ile) vers 400 m d'altitude et deux jeunes de sept à huit mois en plaine orientale, près d'Aléria. Les photographies de l'adulte et l'étude des deux jeunes mis en collection ne laissent aucun doute sur la détermination. Assez abondante en Sardaigne, y compris sur de petites îles périphériques, *Natrix maura* n'était pas connue de Corse dont la

faune de Serpents est d'ailleurs particulièrement pauvre. Les auteurs évoquent, dans le cadre des peuplements des vertébrés terrestres de l'ensemble corso-sarde, les différentes hypothèses pouvant expliquer cette découverte tardive. Quelle que soit l'origine des populations corses de *Natrix maura,* leur évolution et leur impact éventuel sur les Amphibiens endémiques méritent d'être suivis attentivement.

Zusammenfassung

Drei Exemplare der Vipernatter *Natrix maura* sind kürzlich auf Korsika entdeckt worden: ein adultes in der Nähe von Sartene im Südwesten der Insel in 400 m Höhe und zwei Jungtiere in der östlichen Ebene nahe Aleria. Die Fotografien des Adulten und die Untersuchung der Jungtiere erlauben eine zweifelsfreie Bestimmung. Obwohl *Natrix maura* auf Sardinien und seinen kleinen Nachbarinseln häufig vorkommt, war sie unbekannt auf Korsika, dessen Schlangenfauna besonders arm ist. Bezüglich der gesamten korsisch-sardischen terrestrischen Wirbeltiergemeinschaften weisen die Autoren auf verschiedene Hypothesen hin, die eine so späte Entdeckung erklären. Was auch der Ursprung der korsischen *N. maura*-Populationen sein mag, ihre weitere Entwicklung und ihr Einfluß auf die endemischen Amphibien muß sorgfältig untersucht werden.

Bibliographie

Angel, F. (1946): Faune de France. 45, Reptiles et Amphibiens. — Librairie Faculté Sciences, Paris.

Arnold, E. N. & J. A. Burton (1978): A field guide to the Reptiles and Amphibians of Britain and Europe. — Collins Ed., London.

Blondel, J. (1979): Biogéographie et Ecologie. — Masson, Ed., Paris.

Blondel, J. (1986): Biogéographie évolutive. — Masson, Ed., Paris.

Bodinier, J. L. (1981): Etat des Reptiles et Amphibiens de Corse. — Parc Naturel Régional de Corse.

Borri, M., P. Agnelli, G. Cesaraccio, C. Corti, P. L. Finoletto, B. Lanza & G. Tosini (1988): Preliminary notes on the herpetofauna of the satellite Islands of Sardinia. — Boll. Soc. Sarda. Sci. nat., 26: 149—185.

Bruno, S. (1977): Rettili d'Italia. II, Serpenti. — A. Martello, Firenze.

Castanet, J. & R. Guyetant (1989): Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France. — Soc. Herpét. France (ouvrage collectif).

Despax, R. (1926): Les Reptiles et les Batraciens in: Histoire du peuplement de la Corse. — Bull. Soc. Sci/hist. nat. Corse 45: 117—130.

Duguy, R. & H. Saint Girons (1966): Cycle annuel d'activité et reproduction de la Couleuvre vipérine, *Natrix maura* (L.). — Terre Vie 21: 423—457.

Lanza, B. (1983): Ipotesi sulle origine del popolamento erpetologico della Sardegna. — Lavori Soc. ital. Biogeogr. (N. S.). 8 (1980): 723—744.

Lanza, B. & M. Poggesi (1986): Storia naturale delle isole satelli della Corsica. — L'Universo, Firenze 66 (1): 1—200.

Lanza, B. (1988): Hypothèses sur les origines de la faune herpétologique Corse. — Bull. Ecol. 19: 163—170.

Livet, F. (1979): L'herpétofaune du nord-est de la Montagne Noire. Biogéographie et Ecologie. — EPHE, Mem. Inst. Montpellier, N° 6.

Mac Arthur, R. H. & E. O. Wilson (1963): The theory of insular biogéography. — Princeton: Princeton Univ. Press.

Mertens, R. (1957): Die Amphibien und Reptilien Korsikas. — Senckenberg. biol. 38: 175—192.

Saint Girons, H. (1986): Exemples de vicariance chez les Reptiles. — Bull. Ecol. 17: 155—159.

Schätti, B. (1982): Bemerkungen zur Ökologie, Verbreitung und intraspezifischen Variation der Vipernatter, *Natrix maura* (Linné, 1758) (Reptilia, Serpentes) — Revue suisse Zool. 89: 521—542.

Thibault, J. C., M. Delaugerre, G. Cheylan, I. Guyot & R. Miniconi (1987): Les vertébrés terrestres non domestiques des îles Lavezzi (sud de la Corse). — Bull. mens. Soc. linn. Lyon. — 3: 73—103, 4: 117—152.

Williamson, M. (1981): Island populations. — Oxford: Oxford Univ. Press.

Dr. R. Fons, Laboratoire Arago, Université P. & M. Curie & C. N. R. S, U. R. A. 117 — F 66650 Banyuls-sur-Mer. — Dr. H. Saint Girons, Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, 105 bd. Raspail — F 75006 Paris. — M. Salotti, CEVAREN (Centre de Valorisation des Ressources Naturelles) Université de Corse — F 20250 Corte. — Dr. M. Cheylan, Laboratoire de Biogéographie & Ecologie des Vertébrés, Ecole Pratique des Hautes Etudes. Place E. Bataillon — F 34060 Montpellier.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 2	S. 187—216	Bonn, Juni 1991

Two new genera of parathalassiine-like flies from South Africa (Diptera, Empidoidea)

Hans Ulrich

Abstract. Two new genera, *Plesiothalassius* and *Amphithalassius*, and four new species, *Plesiothalassius natalensis*, *P. flavus*, *Amphithalassius piricornis* (type species) and *A. latus*, are described from sandy biotopes of the South African sea coast. *Parathalassius capensis* Smith, 1972 is included in and designated type species of *Plesiothalassius*. A preliminary discussion of the phylogenetic relationships of the new genera leads to the conclusion that they can be ascribed to a monophyletic group including *Parathalassius* Mik, *Microphorella* Becker and the Dolichopodidae, but excluding *Microphor* Macquart (Microphorinae). A further subdivision of the group into monophyletic units of equivalent rank is still impossible, and if the new genera are included in the Parathalassiinae, the concept of this subfamily may become paraphyletic.

Key words. Diptera, Empidoidea, Dolichopodidae, Microphoridae, Parathalassiinae, new genera, new species, southern Africa, phylogeny.

Introduction

The genera *Parathalassius* Mik and *Microphorella* Becker are of particular interest to dipteran phylogeny since both are considered to represent the sister group of the Dolichopodidae (Colless 1963, Hennig 1971, Chvála 1981—88). Both were traditionally included in the Empididae. Chvála (1981) united them in a tribe, Parathalassiini, or subfamily, Parathalassiinae (1986), and placed them provisionally in the Microphorinae, a taxon subsequently raised by him to family rank, Microphoridae (Chvála 1983).

Parathalassius is only known from sandy sea coasts of the northern temperate and Mediterranean zones. Under similar conditions, on coastal sand dunes, Stuckenberg discovered a species in South Africa, which was described as *Parathalassius capensis* by Smith, 1972 on the basis of the available, pinned material. A re-examination of a small series of similar flies sent to me by Dr. M.E. Irwin (Natal Museum, Pietermaritzburg, now University of Illinois, Urbana) and representing another species, led me to the preliminary conclusion that they do not fit either in *Parathalassius* or *Microphorella*. In order to collect more material for a detailed morphological study, I undertook a journey to South Africa and Namibia in October 1989.

On dry sand, mostly dunes with sparse vegetation, along the coast of the Indian Ocean, both species mentioned and a third one were collected in both sexes. In the present paper they are ascribed to a new genus, *Plesiothalassius*, and the new species described. Under the same conditions four species of another new genus, here called *Amphithalassius*, were collected, two represented by both sexes and two by a single female each; furthermore, two females from the Atlantic coast representing a fifth species were found among unidentified material in the collection of the Natal Museum. The two species with both sexes available are described in this paper, whereas the other three are only briefly referred to in the key to species. Although the scanty material available of the latter is deemed insufficient for species descriptions, it is appropriate at least to furnish some additional information about intrageneric variation and geographical distribution of the genus.

Little is known about the biology of the new genera. The flies were difficult to observe in their natural habitat, owing to their small size and white appearance contrasting little against the dry sand. They were most easily discovered when moving or when light was reflected from their wings. Flies were only seen landing on the sand, standing still for a few seconds at most, and taking off. They seemed to be very shy, taking flight at the slightest disturbance, and when an individual was discovered on the sand it could be taken only by quickly putting the net over it. The flies could also be collected by sweeping close to the ground and around the plants growing on the sand. Gentle sweeping movements, as demonstrated by Dr. B. R. Stuckenberg (Natal Museum, Pietermaritzburg) on a joint collecting trip, seemed to be essential for getting the flies into the net; in contrast, sweeping by quick net strokes was unsuccessful. When caught, all three *Plesiothalassius* species differed strikingly from *Amphithalassius* (and *Parathalassius*, as observed on other occasions) by running about quickly and continuously in the net or tube, whereas *Amphithalassius* exhibited a jerky manner of locomotion, stopping after a few steps and often changing position by a jump or short flight. In nature on sand, however, *Plesiothalassius* was never seen running; if it did so, it should be easier to discover.

All specimens collected were anaesthetized with ethyl acetate before they were transferred into preserving fluids. Those destined for taxonomic work were preserved in 75 % ethanol, those for more detailed morphological studies including histology were fixed in Schaffer's fluid (96 % ethanol, 2 parts, and 40 % formaldehyde, 1 part) mixed with glacial acetic acid in a ratio of 10 : 1 (FEA, formaldehyde-ethanol-acetic acid) (Burck 1973, p. 51) and stored in 70 % ethanol. A few specimens were later dried and pinned, applying the method proposed by Sabrosky 1966.

In the following descriptions most characters, including shape of parts, ground colours and wing measurements, are reported as observed on specimens in ethanol, whereas "pruinosity" could be better discerned on dried specimens where available. The figures, both photographs and drawings, were taken from flies in ethanol without further treatment, except those of female abdomens which had been macerated and stained with Delafield's haematoxylin. The wings were drawn from slide mounts with supplementary details from specimens in ethanol.

A detailed study of the thorax and male postabdomen in one species each of both genera is being prepared and will be published separately. In order not to anticipate the results, the structure of the male genitalia will not be considered in the present descriptions. As to the phylogenetic relationships of the new genera, only preliminary remarks will be given, pending further results.

Deposition of material: The holotypes and some of the paratypes of the new species will be deposited in the Natal Museum, Pietermaritzburg (NM), the other paratypes in the author's home institution, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK). The specimens destined for detailed morphological work are not given type status although there is no doubt that they are conspecific with the types; all material remaining from that study will be stored in ZFMK.

Acknowledgements: As stated above, Dr. M. E. Irwin set the initial stimulus to the present study by providing the first material. He sent it in 1974, when I was still unable to assess the generic status of the flies in the absence of true *Parathalassius* material for comparison. Dr. B. R. Stuckenberg kindly offered his co-operation since he knew about my interest in the group as early as 1972. The collecting success of my journey is largely due to his advice and generous assistance both in the preparatory stages and during the trip. As Director of the Natal Museum he kindly made available to me all the facilities for studying my material and the collections of the Museum. The chemicals for anaesthetizing, fixing and preserving the flies collected were kindly provided by the South African Museum, Cape Town (Dr. H. G. Robertson, Dr. V. B. Whitehead) and the State Museum, Windhoek (J. Irish). The journey was jointly sponsored, in equal part, by my home institution and the German Research Organization (Deutsche Forschungsgemeinschaft, project Ul 43/5-1). For other empidoid species, some of which are also new to science and will be studied later, the Director-General of the Department of Environment Affairs, Republic of South Africa granted a permission to collect insects on state forest land (permit K 219541). I am grateful to all these persons and institutions who by their help contributed to the practicability and success of the journey. Last but not least, I wish to thank Dr. Brian Stuckenberg again for productive discussions and a critical review of the manuscript, Dr. D. J. de Courcy Henshaw (London) for revising the English text, K. G. V. Smith (London) for reading the manuscript and his affirmative comments, A. Whittington (Natal Museum) for examining the holotype of *Plesiothalassius capensis*, Drs H. Schumann, R. Contreras-Lichtenberg, M. Fischer, P. C. Barnard, B. R. Pitkin and D. J. and D. de Courcy Henshaw for loan of material and for their hospitality and assistance when I visited the Zoological Museum of Humboldt University, Berlin, the Natural History Museum, Wien and the British Museum (Natural History), London to study type material, and Prof. Dr. T. Saigusa (Kyushu University, Fukuoka, Japan) who recommended Delafield's haematoxylin as a dye for distinguishing sclerites and membranes in pale, macerated preparations.

Descriptions

Plesiothalassius gen. n.

Type species: *Parathalassius capensis* Smith, 1972.

Diagnosis: Small flies inhabiting sandy coastal biotopes, shining white as if heavily pruinose, similar to *Parathalassius* Mik in most characters but differing as follows: Prothorax without precoxal bridge, one pair of scutellar bristles only; head more rounded in lateral view, face moderately wide in both sexes and more or less narrowing in middle (not upper) part, eyes shining golden, antennae with third segment globular or oval, broadly rounded at apex, palpi much dilated toward apex; male genitalia smaller and different in structure, fourth abdominal sternite unmodified, symmetrical and forming part of preabdomen; female abdomen with eighth tergite deeply cleft from behind, tenth hemitergites short, not projecting above cerci and bearing bristles, not spines. The known species are largely pale in ground colouration including the major part of the antennae, the legs up to their bases or nearly so, and varying parts of the trunk.

Differs from *Amphithalassius* gen. n. in its head being smaller and more rounded behind and the thorax more curved between anterior and dorsal surfaces, both characters contributing to a more humpbacked appearance; rounded shape of third antennal segment, golden shine of eyes, multiseriate postocular occipital bristles; entire lack of a prothoracic precoxal bridge, bristles longer and well developed even on anterior part of thorax, acrostichals paired and flanked by accessory bristles; different structure of male genitalia; female postabdomen slender, eighth tergite deeply cleft; and a greater extension of pale ground colour as stated above.

Among the characters mentioned above, the following are apomorphous when compared with both *Parathalassius* and *Amphithalassius*: Pale ground colouration of entire legs and most of the antennae, rounded shape of third antennal segment, and golden shine of the eyes.

Generic characters: Small flies, the known species with ground colour partly black or brown, partly yellow or white, with a dense covering of microtrichia causing a whitish pruinose appearance, and with most of the bristles and hairs white or yellowish.

Head (Figs 2—3, 8—9, 17—18) medium-sized, appearing globular or broad oval in lateral view (Fig. 7), with occiput rounded and projecting far beyond hind margin of eye; upper median part of occiput, behind vertex, flattened and slightly concave. Eyes pubescent and with golden shine, green in life under daylight conditions. Dichoptic in both sexes, face moderately wide, narrowest in middle and widening both above and below, frons slightly or much wider, jowls (parts of head capsule below eyes) narrow. Bristles on head well developed, normally one pair each of converging fronto-orbitals and postverticals, two pairs of diverging ocellars the posterior of which are weak and may be missing; postocular occipital bristles multiseriate, evenly covering lateral occiput. Antennae inserted above middle of eyes, mainly pale, segments 1 and 2 short, 1 bare except covering of microtrichia, 2 with a circlet of short bristles, 3 globular or short oval, pubescent; arista inserted apically, without visible segmentation and with or without pubescence, sometimes with secondary sexual adornments. Proboscis short and pointing downward, labella partly membranous, palpi one-segmented, dilated toward apex and club-shaped or flattened.

Thorax: Mesoscutum with dorsal surface moderately arched yet appearing humpbacked by a marked and nearly angular bend of contour at transition into vertical anterior surface (side view, Figs 1, 7, 16), and with a flattened area on posterior slope in front of scutellum. Bristles well developed, scutellar (1), postalar (1), notopleurals (2), posthumeral (1), dorsocentrals (about 5—7) and hindmost supra-alar being the longest. Acrostichals short, biserial (paired), flanked by accessory bristles, ending in front of flattened posterior area and preceded by one pair, rarely two, of stronger bristles which are inserted on upper part of vertical anterior surface and touch occiput when head is raised (apparently proprioceptive in function). Accessory bristles, similar in size to acrostichals and more or less clearly arranged in rows, between acrostichals and dorsocentrals, nearly in line with dorsocentrals and laterad of both dorsocentrals and supra-alars; their number is variable and seems to depend both on species and individual size, larger individuals having more bristles than smaller ones. Flattened posterior area normally bare but sometimes bearing a few accessory bristles. Anterior supra-alars short and hard to distinguish from accessory bristles. Humeral callus with several short setae but no long humeral bristle. Proepisternum and lateral lobe of antepronotum below humeral callus with one or several short or medium-sized bristles; otherwise pleura bare. Prothoracic basisternum lying isolated in membrane, tapering craniad with anterolateral angles blunt or indistinct and therefore widely separated from episterna (Fig. 11).

Wing shape and venation (Fig. 6) as in *Parathalassius*, with axillary lobe weakly developed, the known species with white fringe on hind margin and white microtrichia causing a milky appearance. Costa running around the wing to posterior base, Sc ending in costa, faint in its apical section, R_{4+5} simple. Basal cells short, discal cell long, incompletely separated from second basal cell by M_{3+4} interrupted at base, normally closed distally by M—M crossvein and emitting three medial branches to wing margin. Cubital cell short, closed by CuA_2 which is straight or slightly curved and roughly perpendicular to both CuA and A_1, CuA_2+A_1 short and ending far from wing margin. A row of about 3—5 bristles on basal section of costa, increasing in length distad, the most distal bristle much longer than the one preceding it. More distally up to wing tip costa bears short spine-like bristles in addition to the usual fine hairs. Hairs of hind marginal fringe long near wing base.

Legs moderately long, their bristles short except on coxae: those on fore coxa short, longer near apex; on mid coxa long, including a fan-like vertical row of 2—4 erect bristles on lateral surface; hind coxa laterally with a vertical row of 2—4 bristles of varying lengths. Prominent femoral bristles include posterodorsals on fore femur, an anteroventral row toward apex on mid and hind femora, a few posterior and posteroventral bristles near apex of fore and mid femora, and a few erect dorsal bristles near base of hind femur. The anteroventral bristles are the longest but not longer than femur is deep, even shorter in the female. Tibiae and tarsi appearing ciliated by their coat of even-sized bristles. Fore tibia with an anterior apical comb of closely set setulae, mid tibia with several spine-like bristles around apex, a ventral preapical one being the longest, hind tibia and metatarsus with a spine-like ventral apical bristle and a posterior apical comb. Short spine-like bristles on plantar surface of tarsal segments 1—4, most conspicuous on mid leg where stouter spines are located at apices of segments in groups of four and weaker ones distributed over length of metatarsus in a double row. Tarsal claws, pulvilli and setiform empodium developed on all legs, ventral side of pulvilli and empodium haired.

Abdomen with short bristles. Male segments 1—4 forming preabdomen, symmetrical with simple sternites; postabdomen spirally contorted, segment 5 asymmetrical with tergite bent to the left, and sternite short and indented at hind margin to form anterior border of a groove concealing tip of hypopygium, segments 6—8 confined to left half, sternite 8 lying at hind end and exposed posterolaterad, tergite 8 atrophied; hypopygium occupying right half, inverted and with caudal pole directed forward, smaller than in *Parathalassius*, asymmetrical. (A detailed description of the hypopygium will be given in a separate paper.) Female segments 1—5 forming preabdomen into which posterior segments are retracted; postabdomen slender (Fig. 13, compare with *Amphithalassius*, Fig. 39), tergite 8 deeply cleft from behind, ventral plate of segment 8 much produced in median line with apex cleft to form a pair of paramedian tips (Figs 14—15, v8); terminalia not acanthophorous, apparently not adapted for digging: hemitergites 10 small, not projecting and with bristles not forming spines, cerci at tip of abdomen, broad, rounded and moderately sclerotized.

Etymology: A name referring to *Parathalassius* was chosen to connote that the species included agree with that genus in two respects, namely, living in sandy seashore habitats and showing the same set of characters from which the groundplan of the Dolichopodidae is considered to have evolved. It is derived from the Greek words πλησίον, near, and θάλαττα, sea, or θαλάσσιος, belonging to or concerned with the sea, and means, "living near the seashore". Gender masculine.

Key to species

1. Thorax largely brown or black. Male arista spatulate 2
— Thorax pale except postscutellar area and, sometimes, brown spots or stripes on mesoscutum and scutellum. Male arista simple ....*flavus* sp. n.
2. Postvertical bristle widened and flat, tapering toward base (Figs 2—3). Hind metatarsus distinctly longer than second tarsomere. Male: Dilated apical section of arista as deep as ⅔—¾ depth of third antennal segment (Fig. 4), abdominal sternites 6 and 7 pale or light brownish at most; hypandrium pale, dark area of right periandrial lamella narrowest at base and wider in middle (Fig. 5). Female: Abdominal tergite 6 dark at least in anterior half .... *capensis* (Smith)
— Postvertical bristle not widened or slightly so at most, not tapering toward base (Figs 8—9). Hind metatarsus in general hardly longer than second tarsomere. Male: Dilated apical section of arista half as deep as third antennal segment (Fig. 10), abdominal sternites 6 and 7 dark brown; hypandrium mainly brown, dark area of right periandrial lamella wide at base and narrowest in middle (Fig. 12). Female: Abdominal tergite 6 pale, at most with a pair of small brown spots at anterior margin .... *natalensis* sp. n.

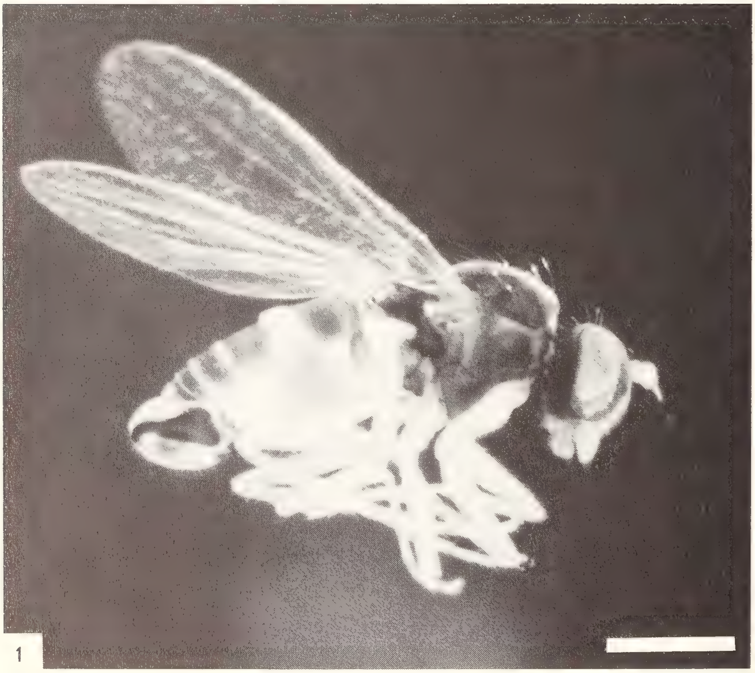
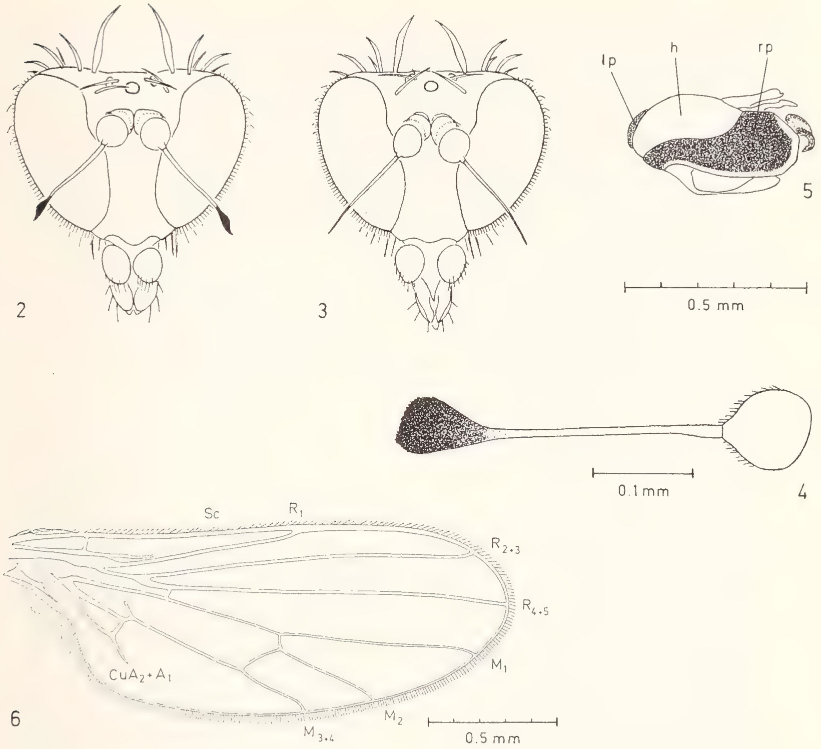


Fig. 1: *Plesiothalassius capensis* (Smith) ♂. Scale bar 0.5 mm.



Figs 2—6: *Plesiothalassius capensis* (Smith). 2, ♂, and 3, ♀ head in anterior view. 4, third antennal segment and arista of ♂. 5, hypopygium, right lateral view; h hypandrium, lp left and rp right periandrial lamella. 6, wing of ♂. Longer scale bar 0.5 mm refers to Figs 2, 3 and 5.

Plesiothalassius capensis (Smith)

Parathalassius capensis Smith, 1972, Ann. Natal Mus. 21: 456—458, figs 1—5.

The original description is detailed enough to render this species easily recognizable, so a full redescription is considered unnecessary. Only an apparent error is corrected and those characters are described below in which *P. capensis* differs from the similar *P. natalensis* sp. n.

The eyes were described as touching on the face in the male, nearly touching in the female. These observations do not agree with mine and are obviously due to shrinkage of the specimens on which the description was based; in fact, the heads of all type specimens are so much shrunken that the shape of the face cannot be ascertained on them.

Male and female (Figs 1—6): Face entirely white, without yellowish tinge, wider than in *P. natalensis* and of nearly equal width in both sexes, 1.5 times to nearly twice depth of third antennal segment. Dilated apical section of male arista larger, as deep as ⅔—¾ depth of third segment of antenna. Postvertical and upper postocular occipital bristles distinctly widened and flat, postvertical widest at some distance from base and distinctly tapering to base (anterior view, Figs 2 and 3). Thorax: Dark areas more evenly shaded, dark brown or black, ventral half of metathoracic dorsal episternum dark; remainder of metathorax and posterior part at least of prothoracic basisternum white as in *P. natalensis*. Legs: Hind coxa narrowly darkened at lateral base, with a brownish spot at least. Hind metatarsus distinctly longer than second tarsomere, about 1.3—1.4 times its length.

Male abdomen: Tergites 1—7 dark brown or black, 2—6 with white hind margins, sternites 1—4 white or yellow, 4 sometimes brownish in its anterior half, sternites 5—7 pale brownish at most, sternite 8 entirely pale. Hypopygium: Hypandrium white or yellowish, periandrium dark brown or black with pale apices and right lamella with narrow pale lower margin which tapers off to base. Right periandrial lamella narrowest at base, widening to middle and more so toward apex, its dark area narrow and of even width in basal third, then widening toward middle and apex.

Female abdomen: Tergites 1—5 brown or black, 2—5 with pale hind margins, tergite 6 dark at least in anterior half and pale in posterior part, tergites 7 and 8 pale; sternites white, yellowish or pale brownish at most; ventral plate of eighth segment yellowish with a brown T mark, hemitergites 10 brown, cerci brown, paler in ventral part.

Wing length measurements: Male 1.85, 2.0 and 2.2 mm, female 2.25 and 2.4 mm.

Material examined: All from South Africa, south coast of Cape Province. 3♂ 2♀, Buffelsbaai, coastal sand dunes, 12. (1♂ 1♀), 13. (1♂ 1♀) and 14. X. 1989 (1♂), H. Ulrich, (in ethanol), in ZFMK. The paratypes deposited in the British Museum (Natural History) (4♂ 2♀) were checked for those characters mentioned which can be recognized in dried material. The males and one of the females agree with the above description, whereas the other female proved to belong to the following species. Mr. A. Whittington kindly examined the holotype in NM and confirmed that it shows the characters given in the key for the present species.

Plesiothalassius natalensis sp. n.

Male (Figs 7, 8, 10—12): Entire body appearing white pruinose, bristles and pubescence white unless otherwise stated.

Head: Upper frons, vertex and occiput black in ground colour, lower frons to a varying extent and face pale, white except lower face above clypeus yellow, line of anterior tentorial invagination marking the border between pale and black areas below the eyes. Face relatively narrow, slightly wider at narrowest point than third antennal segment is deep. Antennae: Segments 1—3 yellow, arista white in basal, black in apical section; third antennal segment globular; arista without pubescence, long, spatulate, its basal section stout, its apical section dilated dorsoventrad and compressed to form a vertical leaf-like structure which is about half as deep as third segment and irregularly serrated along its apical rim. Proboscis and palpi pale yellowish, palpi club-shaped, little flattened. Postvertical and upper postocular occipital bristles normally shaped or very slightly widened at most, not tapering toward base.

Thorax predominantly brown in ground colour, darkest on mesonotum, with a variable pattern of paler areas ranging from light brown to white, which generally

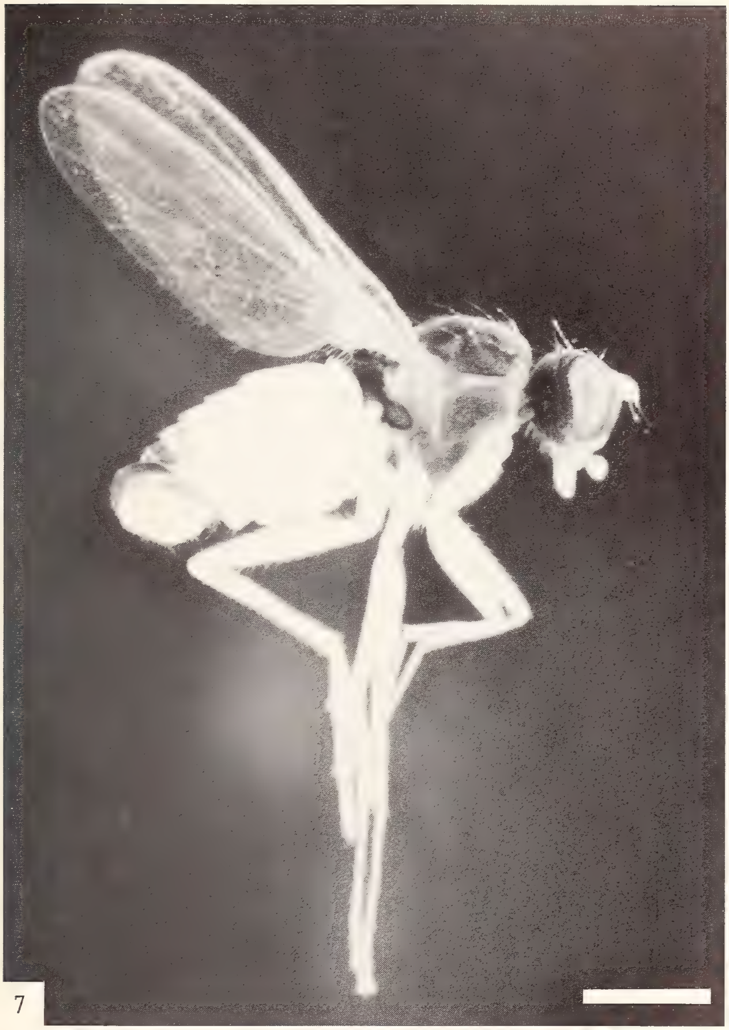


Fig. 7: *Plesiothalassius natalensis* sp. n., holotype ♂. Scale bar 0.5 mm.

affect the following sclerotized parts: most of prothorax, with basisternum always white, mesothoracic pleural region between wing base and postnotum, anterior part of meron above mid coxa, ventral part of katepisternum, mesothoracic midventral region (sternum?), postalar callus with neighbouring areas, and entire metathorax, the last mentioned white with lower angle of dorsal episternum rarely brownish. A pair of more or less discernible longitudinal stripes laterad of the acrostichal bristles. Mesoscutum with numerous accessory bristles, more than 15 (generally 20—25) laterad of dorsocentrals on area in front of transverse suture and notopleural depression. Accessory bristles between acrostichals and dorsocentrals generally include a row midway between both and a more lateral row roughly in line with dorsocentrals;

however, this arrangement may be so irregular that no fixed number of rows can be stated. Dorsocentrals 5—7, acrostichals 10—15 in each row; among supra-alars only posterior 1—3 identifiable by size or position, anterior ones not clearly distinguishable from accessory bristles.

Wing venation as in *P. capensis* (see Fig. 6), veins pale, bristles on base of costa white, costal spines black. Squamae white, with white fringe, halteres white.

Legs white, more or less yellowish distally, hind coxa not darkened at base. Fore and mid metatarsi as long as the following three segments together, hind metatarsus in general hardly longer than second segment (about 1.1 times its length; exceptionally longer, as in *P. capensis*). Longest anteroventral bristles on hind femur slightly shorter than greatest depth of femur. Bristles white to yellowish, tibial spines white to pale brownish, most of the spines on mid tarsus black. Tarsal claws varying from black to pale with darker tip, pulvilli and empodium pale.

Abdomen largely white in ground colour, particularly so on preabdomen, with a variable pattern of darker, brownish to yellow areas: Segments 1—4 entirely pale in general, rarely tergites 2—4 or 3—4 with a yellow or pale brown transverse band each, tergite and sternite 5 generally brown in part, tergites and sternites 6 and 7 dark brown, sternite 8 usually darkened at margins and pale in central part, sometimes entirely pale or uniformly pale brown. Hypopygium: Hypandrium and periandrium mainly brown, with pale apices and right periandrial lamella with pale upper and lower margins which are widest in middle section and taper off toward base. Right periandrial lamella broad at base, tapering to middle and widening again toward apex, therefore narrowest in middle section; this applies even more to its dark area. Periandrial appendages (possibly homologous to the musculated appendages, Ulrich 1988) partly brown.

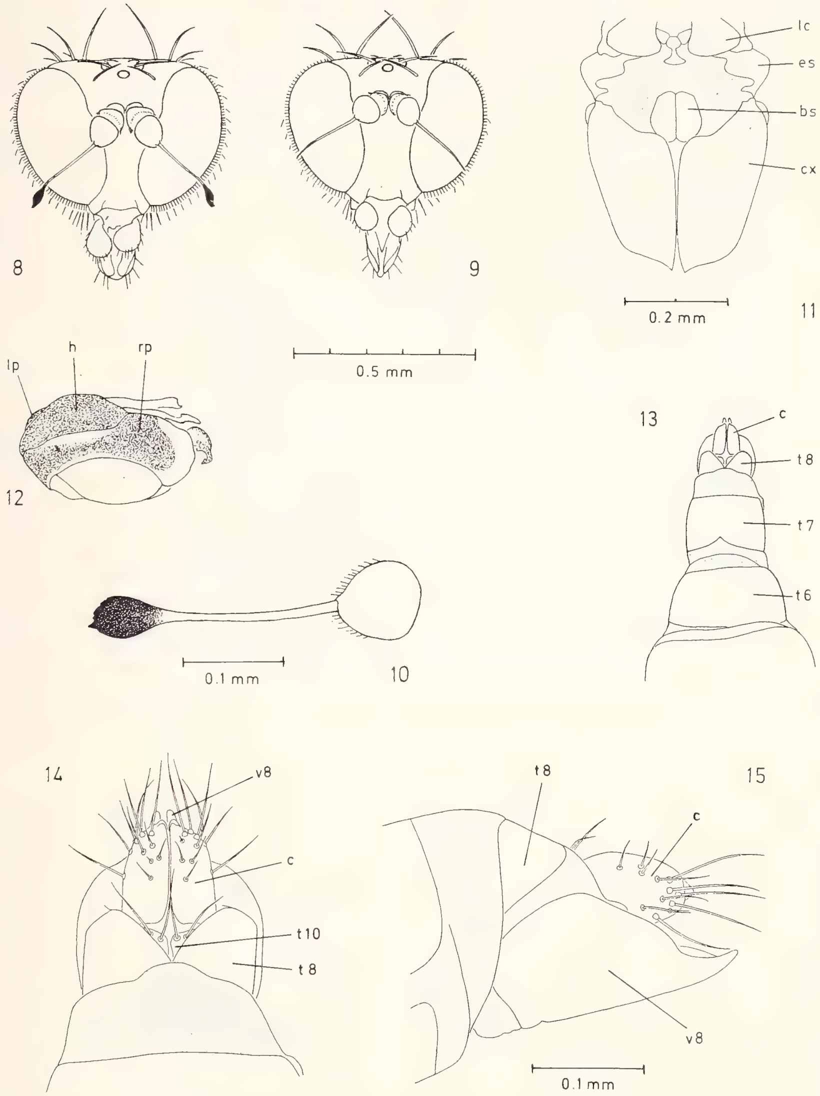
Wing length 1.55—2.0 mm.

Female (Figs 9, 13—15): Similar to male but larger on average; face wider, about 1.5 times depth of third antennal segment and ⅕ width of head or slightly more, entirely white; apical section of arista generally darkened as in male but not dilated; anteroventral bristles on hind femur shorter. Abdominal tergites 2—5 largely pale, white or yellow, generally each with a brown transverse band which may be interrupted medially; tergite 6 pale, at most with a pair of small brown spots at anterior margin; seventh and eighth tergites and all sternites white; ventral plate of eighth segment pale or brownish, tenth hemitergites and cerci generally brown.

Wing length 1.65—2.3 mm.

Type material: All from South Africa, coast of Natal. Holotype ♂ (Fig. 7), paratypes 2♂ 1♀, Umdloti Beach (northeast of Durban), sandy beach, 25. X. 1989, B. R. Stuckenberg, (holotype and paratypes 1♂ 1♀ in ethanol, 1♂ pinned). Paratypes 2♂, Umdloti Beach, sandy beach, 26. X. 1989, H. Ulrich, (in ethanol). Paratype 1♀, Kingsburgh, coastal sand dunes, 20. X. 1989, H. Ulrich, (in ethanol). Paratypes 3♂ 5♀, Mtunzini, coastal sand dunes, 27. X. 1989, H. Ulrich, (2♂ 3♀ in ethanol, 1♂ 2♀ pinned). Paratypes 3♀, St. Lucia, coastal sand dunes and river estuary, 28. X. 1989, H. Ulrich, (in ethanol). — Holotype and 8 paratypes (3♂ 5♀, one of each sex pinned) in NM, type number 703; 9 paratypes (4♂ 5♀, one of each sex pinned) in ZFMK.

Additional specimens not given type status: All from South Africa. Material for detailed morphological studies, a series each from Umdloti Beach, Natal (28♂ 3♀) and Marina Beach, Natal (15 km northeast of Port Edward) (5♂ 6♀), B. R. Stuckenberg and H.



Figs 8–15: *Plesiothalassius natalensis* sp. n. 8, ♂ (holotype), and 9, ♀ head in anterior view. 10, third antennal segment and arista of ♂ (holotype). 11, prothoracic pleurosternal region of ♂ in anteroventral view; bs basisternum, cx coxa, es episternum, lc laterocervicale. 12, hypopygium, right lateral view; h hypandrium, lp left and rp right periandrial lamella. 13, ♀ postabdomen, dorsal view (macerated and stretched). 14 and 15, ♀ terminalia, dorsal and lateral views respectively (same preparation as in 13). c cercus, t6–t10 tergites 6–10, v8 ventral plate of 8th segment, perhaps laterotergite (Deuve 1988). Membranes dotted in Figs 11 and 13–15. Scale bar 0.5 mm refers to Figs 8, 9, 12 and 13, scale bar 0.1 mm below Fig. 15 applies to fig. 14 too.

Ulrich, (in ethanol, fixed FEA), in ZFMK. 1♀ from the type series (paratype) of *Plesiothalassius capensis* (Smith), Zwartkops River near Port Elizabeth, Cape Province, B. & P. Stuckenberg, (pinned), in British Museum (Natural History). 7 specimens with darker areas pale orange instead of brown (faded post mortem?), from 50 km southeast of Bizana, Transkei (apparently near the border to Natal) (1♂ 2♀) and St. Lucia, Natal (3♂ 1♀), M. E. and B. J. Irwin, (in ethanol, 1♂ 1♀ from St. Lucia fixed Kahle's fluid), in NM.

Etymology: Latinized, *natalensis*, occurring in Natal, to compare with *P. capensis* which was described from Cape Province.

Remark: *Plesiothalassius natalensis* strongly resembles *P. capensis* and both are obviously closely related. As far as is known to date, *P. capensis* has a more western, *P. natalensis* a more eastern distribution. At the locality near Port Elizabeth both species occur sympatrically.

Plesiothalassius flavus sp. n.

Male (Figs 16—17): A small pale species with white "pruinosity" most conspicuous on head and thorax; bristles mainly white, yellow on thorax and partly darker on dorsal sides of tibiae and tarsi, pubescence white.

Head: Upper frons, vertex and occiput black in ground colour, lower frons and face white, pale colour of face extending more or less back below eyes beyond the line of anterior tentorial invagination and dorsad along the posterior eye margin. Face relatively wide, at its narrowest point nearly twice as wide as third antennal segment is deep. Antennae with segments 1—3 white or yellowish, third segment deeper than long, arista pubescent and without apical dilation, pale at base, progressively darkened distad and black in apical half at least. Proboscis yellowish, palpi white, relatively wider at apex and more flattened than in the other species. Postvertical and upper postocular occipital bristles simple, not widened.

Thorax pale in ground colour except postscutellar area: Mesothoracic scutum and scutellum yellow, scutum in holotype with traces of brown stripes which are more developed in females, median area of postnotum brown, sutures about the lateral angles of scutellum and trans-scutellar suture brown to a varying extent, lateral area of tergal region and pleura pale yellowish to cream-coloured, sternal area white. Accessory bristles few, their number apparently depending on body size and varying from 5 to 12 on presutural area laterad of dorsocentrals. Acrostichals 3—7 in each row, dorsocentrals 5; generally 1 identifiable supra-alar only, preceded by a group of 3—5 accessory bristles; on left side of holotype 2 anterior supra-alars can be identified, forming a straight line with the long posterior supra-alar and being slightly longer than the surrounding accessory bristles.

Wings with yellow veins and white marginal fringe, bristles on base of costa yellow, costal spines black. There is a tendency toward reduction of M—M crossvein and (observed in females) M_2 either in its basal or apical section. Squamae white, with white fringe, halteres white.

Legs entirely white. Fore and mid metatarsi about as long as the following three segments taken together, hind metatarsus distinctly longer than second segment but shorter than second and third segments together. Longest anteroventral bristles on hind femur shorter than femur is deep. Tibial and tarsal spines mainly pale, tarsal claws varying from pale to black, pulvilli and empodium pale.

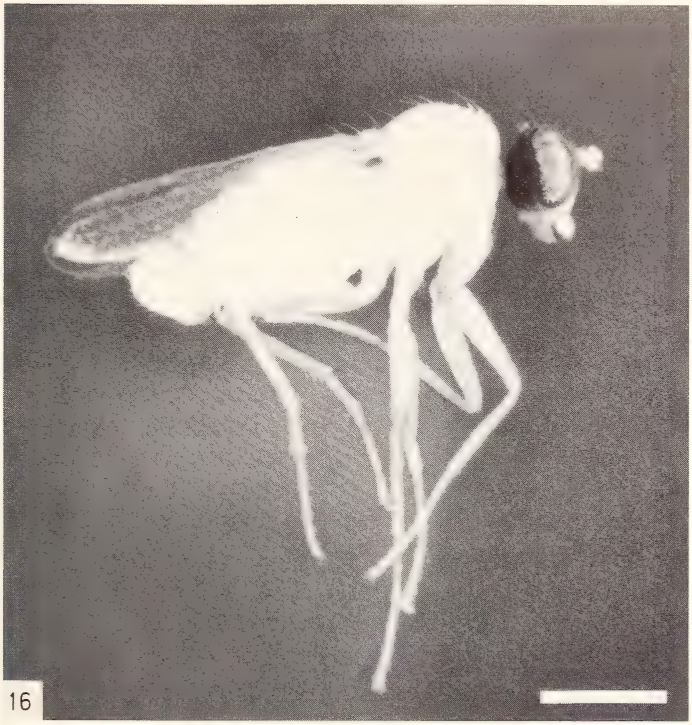
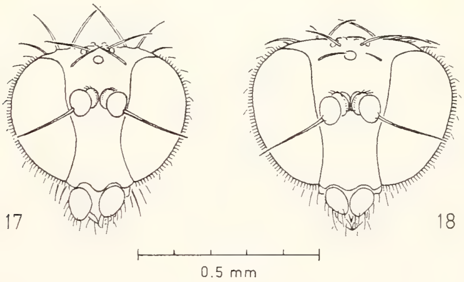


Fig. 16: *Plesiothalassius flavus* sp. n., holotype ♂. Scale bar 0.5 mm.



Figs 17—18: *Plesiothalassius flavus* sp. n. 17, ♂ (holotype), and 18, ♀ head in anterior view.

Abdomen mainly white in ground colour, tergites 2—4 with a pale yellowish transverse band, that on tergite 4 may be darkened anteriorly, tergites 5 and 6 contrasting by brown colour, tergite 7 light brown or with a brown spot; hypopygium white except brown tips of periandrial appendages.

Wing lengths measured 1.45 and 1.55 mm.

Female (Fig. 18): Similar to male but larger and generally with a more developed brown pattern, face slightly wider, about twice as wide as third segment is deep, anteroventral bristles on hind femur shorter. Yellow ground colour of mesonotum deeper than in male, more or less distinctly interrupted by a pair of paler stripes which run along each dorsocentral row, widen in front toward humeral calli and thus leave a broad median and a pair of broad but shorter lateral yellow stripes. The yellow areas may be darkened brown centrally to a varying extent, the brown pattern when well developed consisting of a median stripe, narrow in front and widening behind to form a large median spot on flattened area and scutellum, and three pairs of lateral spots in front of transverse suture, above wing base behind notopleural depression, and between posterior dorsocentrals and long supra-alar respectively. 9—16 accessory bristles on presutural area laterad of dorsocentrals, 3—10 in front of long supra-alar, acrostichals 6—9 in each row, dorsocentrals 5. An increase in number of strong bristles was observed in a female bearing an additional bristle on each side anterolaterad of the foremost dorsocentral, 3 bristles on the left half and 2 on the right half of the scutellum. Abdominal tergites 2—5 with a brown anterior transverse band each, hemitergites 10 and cerci brown, ventral plate of eighth segment varying from white through yellow to pale brownish.

Wing length 1.6—2.2 mm.

Type material: South Africa, coast of Natal. Holotype ♂ (Fig. 16), paratypes 3♀, Umdloti Beach (northeast of Durban), sandy beach, 25. X. 1989, B. R. Stuckenberg, (in ethanol, 2♀ fixed FEA). Paratypes 1♂ 1♀, same locality, 26. X. 1989, H. Ulrich, (in ethanol). — Holotype and 2 paratypes ♀ in NM, type number 704; 3 paratypes (1♂ 2♀) in ZFMK.

Etymology: Latin, *flavus*, yellow, refers to the yellow colouration of the thorax.

Remark: Although some variation has been found regarding the pattern of ground colouration and the numbers and colours of bristles, it is impossible to assess its extent on the basis of the small type series.

Amphithalassius gen. n.

Type species: *Amphithalassius piricornis* sp. n.

Diagnosis: Small flies of sandy coastal biotopes, appearing heavily white pruinose, similar to *Parathalassius* Mik in general appearance and most characters but differing as follows: Prothoracic precoxal bridge incomplete, acrostichal bristles uniserial (unpaired) at least behind, sometimes reduced and never flanked by accessory bristles, one pair only of scutellars, bristles on anterior part of mesonotum short; face wide in both sexes, not narrower in upper part, postocular occipital bristles uni- to biseriate, palpi broad and flattened apically; male genitalia smaller, fourth sternite unmodified, symmetrical, forming part of preabdomen; female abdomen gradually tapering caudad with segments 6—8 wider than long, female terminalia with tenth hemitergites short, not projecting and bearing bristles instead of spines.

Differs from *Plesiothalassius* gen. n. in general appearance partly due to a larger head and the thorax more gently curved in profile, therefore appearing less humpbacked; by the third antennal segment conical or pear-shaped, tapering toward apex, eyes without golden shine; a partly developed prothoracic precoxal bridge; strikingly different structure of the male genitalia; broad female postabdomen, eighth tergite not cleft; furthermore by predominantly dark ground colouration and the characters of thoracic and head bristle inventory mentioned above except identical number of scutellars.

Among the characters listed above, the unpaired condition of the acrostichals and reduction in size of the anterior mesonotal bristles are apomorphous as compared with both *Parathalassius* and *Plesiothalassius*.

Generic characters: Small flies, the known species with ground colour mainly black, appearing whitish pruinose by reflection from a dense covering of microtrichia and with bristles and hairs predominantly white.

Head (Figs 21—23, 31—33) large, distinctly higher and wider than deep, occiput flattened and slightly concave in upper median part, more so in male. Eyes pubescent, without golden shine. Dichoptic in both sexes, frons and face wide, jowls narrow. Rostral membrane extending far onto face thus forming a membranous surface between broad rounded clypeus and narrow orbital stripe. Bristles on head short, including one pair each of converging fronto-orbitals and postverticals, and two pairs of diverging ocellars the posterior of which are smaller or even absent; postocular occipital bristles in one row or two above and in middle, irregularly arranged below. Antennae inserted near middle of eyes, segments 1 and 2 short, 1 bare except coat of microtrichia, 2 with a circlet of short bristles, segment 3 conical or pear-shaped, pubescent, arista inserted apically, pubescent and without visible segmentation. Proboscis short and pointing downward, labella partly membranous, palpi one-segmented, dilated and flattened toward apex.

Thorax: Mesoscutum moderately arched (Figs 19, 29), with a bare flattened area on posterior slope. Bristles short on anterior part, longer behind, the scutellar (1), posterior dorsocentrals, postalar (1) and notopleurals (2 or 3) being the longest. Acrostichals unpaired, most distinctly so behind, forming a more or less irregular row with some of the bristles a short distance outside median line, sometimes very small or even lacking; not flanked by accessory bristles. One pair, rarely two, of longer bristles the tips of which touch the occiput when head is raised (apparently proprioceptors), before acrostichals on anterior slope. Dorsocentrals originally about 6—10, becoming progressively longer behind, the anterior ones may be as short as acrostichals. A row of supra-alars, also longest behind, the foremost, or sutural, inserted on transverse suture. Humeral calli with a few tiny setae at most, posthumeral short and inserted far from humeral callus near upper angle of notopleural depression. Some additional small bristles may be present in front of transverse suture. Sometimes a weak bristle on lateral lobe of antepronotum below humeral callus and another on proepisternum; otherwise pleura bare. Prothoracic basisternum with anterolateral angles distinct and more or less extended toward episterna, thus indicating tendency to form a precoxal bridge (Figs 27 and 37, compare with Fig. 11); the width of membrane separating basi- and episternum is subject to both inter- and intraspecific variation and may even differ on both sides of the same individual.

Wing shape and venation as in *Parathalassius*, with axillary lobe weakly to moderately developed, the known species with white marginal fringe and white microtrichia causing a milky appearance. Costa running around the wing to posterior base but strong only along anterior margin up to a short distance beyond apex of R_{4+5}, weak along hind margin. Sc reduced to a fold in its apical section, ending in costa. R_{4+5} simple. Basal cells short, discal cell variable in length, incompletely separated from second basal cell by M_{3+4} interrupted at base, closed distally and emitting three longitudinal veins to wing margin. Cubital cell short, closed by CuA_2 which is straight or slightly curved and roughly perpendicular to both CuA and A_1, CuA_2+A_1 reduced to form a short stump at most. A row of about 3—5 bristles on basal section of costa, their length increasing distad. More distally along anterior margin, costa bears short spine-like bristles in addition to the usual fine hairs. Hairs of hind marginal fringe long near wing base.

Legs moderately long, with short bristles. Fore and mid coxae with bristles on anterior and anterolateral surface, the longest near apex; hind coxa usually with two bristles on lateral surface, a basal (upper) and a distal (lower) one. Prominent bristles of femora include several irregular rows on posterodorsal and posterior surface of fore femur, an anteroventral row on mid and hind femora and several irregular dorsal rows on hind femur. The longest among these bristles are not longer than greatest depth of hind femur, shorter in female. Tibiae and tarsi appearing ciliated by their coat of even-sized bristles. Fore tibia with an anterior apical comb, mid tibia with a ventral preapical and a shorter anterior apical spine-like bristle, hind tibia and metatarsus with a posterior apical comb and with one and two ventral apical spines respectively. Short spine-like bristles on tarsal soles, paired and in groups of four, may contrast with the other bristles and hairs by black colouration, most conspicuous on mid tarsus. Tarsal claws, pulvilli and setiform empodium well developed on all legs, ventral side of pulvilli and empodium with a dense coat of hairs.

Abdomen with short bristles. Male segments 1—4 symmetrical with simple sternites, forming preabdomen; postabdomen spirally contorted, segment 5 asymmetrical with tergite bent to the left and hind margin of sternite indented, segments 6—8 confined to left half, sternite 8 exposed posterolaterad, tergite 8 atrophied; hypopygium lying on right side, inverted and with caudal pole directed forward, smaller than in *Parathalassius*, asymmetrical. (A detailed description of the hypopygium will be published separately.) Female abdomen gradually tapering toward tip with posterior segments broad, therefore ovipositor is not offset from the preabdomen (Fig. 39, for comparison see *Plesiothalassius*, Fig. 13), eighth tergite unpaired and not cleft from behind, at most with a shallow indentation at hind margin; terminalia not acanthophorous: hemitergites 10 short and broad, not projecting and with bristles not forming spines, cerci occupying tip of abdomen, broad, neither pointed nor heavily sclerotized.

Etymology: As for *Plesiothalassius* and for the same reasons a name suggestive of *Parathalassius* is proposed: Greek, ἀμφί, around or near, θάλαττα, sea, and θαλάσσιος, belonging to the sea. It means, "living along the seashore". The prefix ἀμφι- may even express the notion that this genus occurs on both sides of the South African subcontinent and may have a vast distribution along the coasts of the southern oceans. Gender masculine.

Key to species

1. Legs except coxae entirely pale. Third antennal segment short, about 1½ times as long as deep, arista distinctly longer than half this segment. Discal cell of normal length, R—M crossvein well basad of its middle . . two undescribed species (1 female each from Natal)
— At least femora largely black 2
2. Tibiae largely black. Third antennal segment short, arista of equal length or longer. Discal cell of normal length, R—M crossvein well basad of its middle . . . . undescribed species (2 females from Atlantic coast)
— Tibiae entirely pale 3
3. Third antennal segment elongate pear-shaped, about twice as long as deep, arista at most half its length (Fig. 24). Palpi black. Discal cell of normal length, R—M crossvein well basad of its middle (Fig. 28). Prothoracic basisternum and episternum narrowly separated (Fig. 27), sometimes meeting each other. Thorax slender, more rounded anteriorly (dorsal view, Figs 25—26). Hind coxa with one well developed bristle and the other (lower) one much weaker . . . . *piricornis* sp. n.
— Third antennal segment short, about 1½ times as long as deep, arista at least ⅔ length of third segment (Fig. 34). Palpi pale in male, brown at base and along dorsal rim, brown in female, sometimes with pale apex and ventral rim. Discal cell short, R—M crossvein near its middle (Fig. 38). Prothoracic basisternum and episternum widely separated (Fig. 37). Thorax broad, nearly square anteriorly (Figs 35—36). Hind coxa with two bristles of equal size . . . . *latus* sp. n.

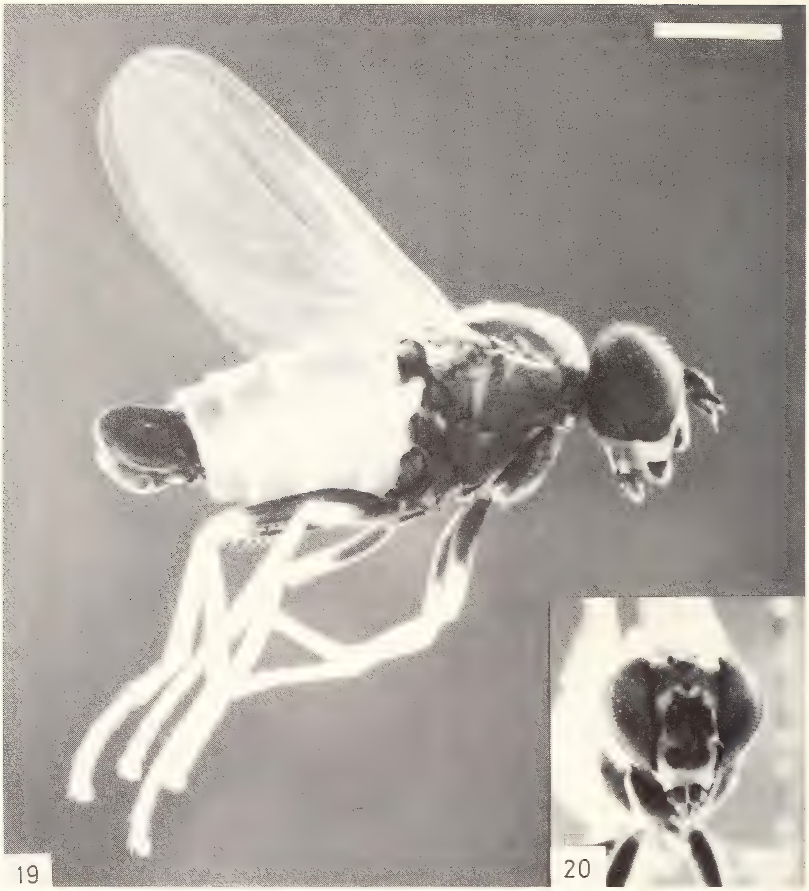
Amphithalassius piricornis sp. n.

Male (Figs 19—22, 24, 25, 27, 28): Entire body appearing covered with whitish pruinosity which is most conspicuous on dark ground; bristles and pubescence white unless otherwise stated.

Head black in ground colour except pale areas around antennal insertions and on sides of lower face (Figs 21—22, dotted lines), the upper pale area transverse and excised above in midline by a small black triangle, each of the lower lateral areas passing below into the equally pale membrane laterad of clypeus, the sclerite-membrane border being hard to locate; the pale areas are variable in extent and the upper transverse and lower lateral spots may either be separated from each other as figured, or confluent. Frons and face wide, both with nearly parallel sides, eyes with a shallow indentation level with anterior ocellus. Bristles on frons and vertex relatively short. Antennal segments 1—3 black, arista pale; third segment elongate pear-shaped, about twice as long as deep; arista short, at most half the length of third segment. Palpi black.

Thorax more slender than in the other known species, rounded anteriorly (dorsal view, Fig. 25), black in ground colour. Dorsocentrals 6—8, acrostichals 6—8, supra-alars in general 4 (including sutural), exceptionally 3, notopleurals 2. Prothoracic basisternum and episternum narrowly separated, exceptionally meeting each other.

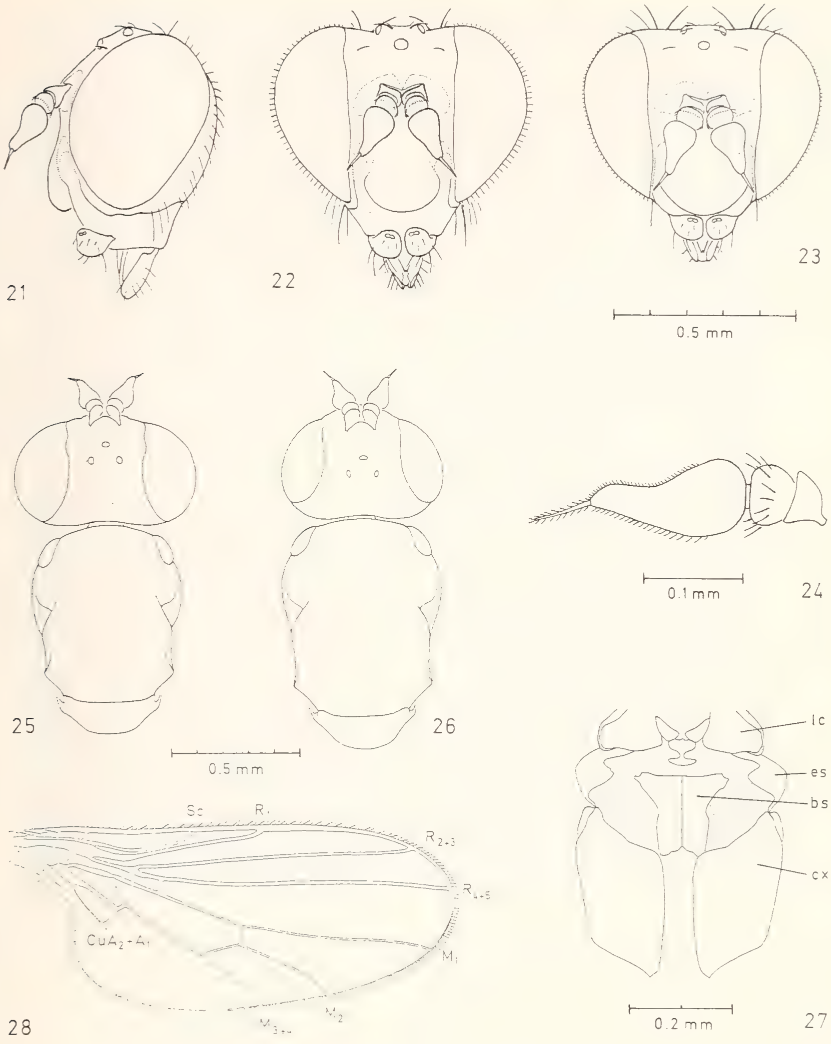
Wings: Veins white to yellowish at base, brown more apically as follows: costa from apex of R_1 to wing tip, apical section of R_1 to a varying extent, R_{2+3} and R_{4+5} except their extreme bases, M_{1+2} and M_{3+4}, both in their basal sections only, and, subject to variation, R—M crossvein and cubital branches at distal ends of second basal and cubital cells; apical sections of medial branches, including apical limit of discal cell and M—M crossvein, faint. Discal cell of normal length, measured along its anterior margin (M_{1+2}), more than twice as long as second basal cell (stem of vein M), R—M crossvein distinctly basad of its middle, at between ⅓ and ⅖ its



Figs 19—20: *Amphithalassius piricornis* sp. n., holotype ♂. Scale bar 0.5 mm. 20, head in anterior view to show ground colour pattern of face and frons; compare with Fig. 22. The white shine on vertex is due to reflection from microtrichia ("pruinosity").

length. CuA_2+A_1 rudimentary. Bristles on basal section of costa white, gradually becoming longer distad, the most distal bristle only slightly longer than the one preceding it; costal spines black. Squamae white with white fringe, halteres with white knob and yellowish shaft.

Legs black at base, including coxae, trochanters and more than basal half of each femur; yellow to white more distally on approximately apical third of fore, ⅖ of mid and ⅕—¼ of hind femora, and on all tibiae; tarsi entirely pale or apical segments and apices of basal segments darkened to a varying extent. Fore and mid metatarsi as long as the following three segments taken together, hind metatarsus slightly shorter than segments 2 and 3 together. Bristles on legs short, at most as long as hind femur is deep, white except some of the tarsal spines black. Lower bristle on hind coxa short and weak, about half length of upper one. Ciliation of tibiae is longest



Figs 21—28: *Amphithalassius piricornis* sp. n. 21 and 22, ♂ head in lateral and anterior views respectively (holotype). 23, ♀ head, anterior view. 24, antenna of ♂. 25, ♂, and 26, ♀ head, pronotum and mesothoracic alinotum, dorsal view. 27, prothoracic pleurosternal region of ♂ in anteroventral view; membranes dotted, bs basisternum, cx coxa, es episternum, lc laterocervicale. 28, wing of ♂. Longer scale bar 0.5 mm refers to Figs 21—23, shorter to Figs 25, 26 and 28.

on hind leg but still hardly as long as tibia is deep. Tibial spines white or pale brownish, tarsal claws black, pulvilli and empodium pale.

Abdomen about as long as head and thorax together. First sternite not developed. All pregenital tergites and sternites 5—8 black or dark brown, sternites 2—4 paler

brown; hypopygium black, appearing darker than rest of body by lighter pruinosity.
Wing length 1.7—1.9 mm.

Female (Figs 23, 26): Similar to male but larger, head narrower because of less bulging eyes, indentation of eyes on frons even more shallow or indistinct, thoracic bristles slightly more numerous with 7—9 dorsocentrals, 8—11 acrostichals and 4—5 supra-alars. Pale colour on legs slightly more extended, both on femora and on tarsi which are at most very slightly darkened toward apex; bristles on femora shorter. Abdominal tergites and sternites black or brown, ventral plate of eighth segment dark with hind margin narrowly pale, cerci yellow or pale brownish.
Wing length 1.95—2.1 mm.

Type material: All from South Africa, coast of Natal. Holotype ♂ (Fig. 19), paratypes 7♂ 4♀, Mtunzini, coastal sand dunes, 27. X. 1989, H. Ulrich, (holotype and paratypes 5♂ 3♀ in ethanol, paratypes 2♂ 1♀ pinned). Paratype 1♀, Umdloti Beach (northeast of Durban), sandy beach, 25. X. 1989, B. R. Stuckenberg & H. Ulrich, (in ethanol). — Holotype and 5 paratypes (3♂ 2♀, one of each sex pinned) in NM, type number 705; 7 paratypes (4♂ 3♀, one of the males pinned) in ZFMK.

Etymology: Latin, *pirum*, pear, and *cornu*, horn; the name alludes to the elongate pear-shape of the third antennal segment.

Remark: The above description was based on a small series only. Some of the characters, particularly the ground colour pattern, may prove more variable when additional material becomes available.

Amphithalassius latus sp. n.

Male (Figs 29—32, 34, 35, 37, 38): The entire fly appearing whitish pruinose, particularly where ground colour is dark, with bristles and pubescence white unless otherwise stated.

Head black in ground colour except pale areas around antennal insertions and on sides of face, forming a variable pattern similar to that of *A. piricornis*. Independently of the ground colours, the frons, vertex and occiput appear more grey, the face more white; between both, a short distance above antennae, a sharp transverse line of demarcation which may be accentuated by a dark band on each side of the antennae depending on light incidence (Fig. 30). This pattern, hardly visible in dried specimens, seems to be due to differences in length, density or structure of the microtrichia. Frons and face wide, their side margins distinctly diverging toward vertex and slightly so toward the lower end of face. Antennae with segments 1—3 black and arista white; third segment short conical to pear-shaped, about 1.5 times as long as deep; arista from ⅔ of, to slightly more than, length of third segment. Palpi pale, brownish at base and along dorsal rim. Anomalies with two fronto-orbital bristles on one side are frequent. No posterior ocellars.

Thorax broad and squarish, particularly in anterior part, mesoscutum nearly as broad as long; black in ground colour. Bristles short, only scutellar, postalar, notopleurals, posterior dorsocentrals and hindmost supra-alar fairly well developed; acrostichals and anterior dorsocentrals and supra-alars shorter than diameter of an ocellus. Reduction in size of bristles is combined with an increase and more variation in number and with irregularities in the linear arrangement both of dorsocentrals

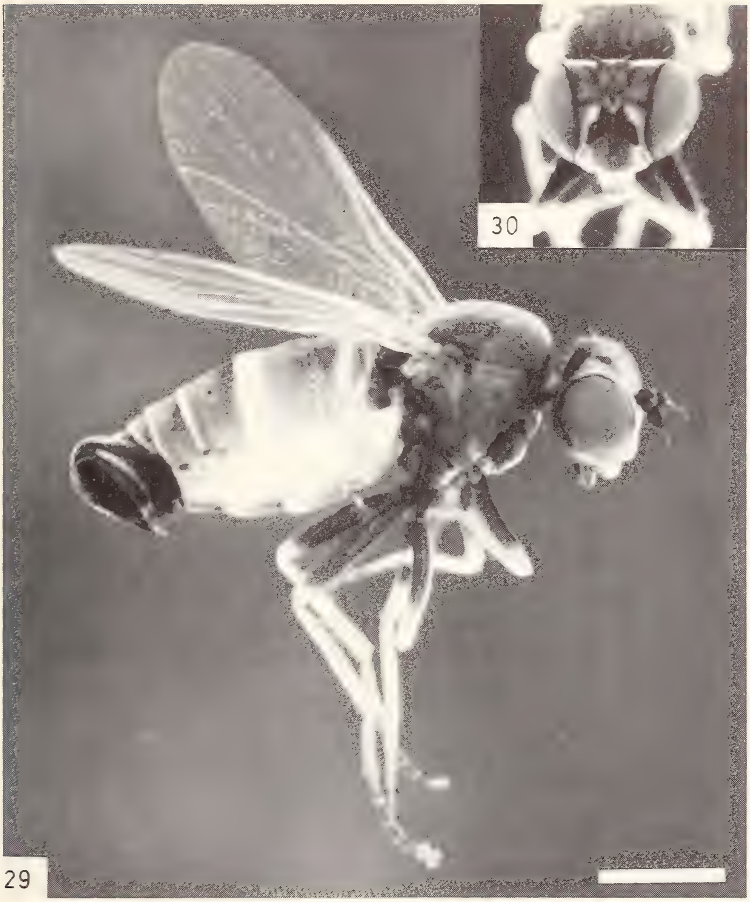


Fig. 29—30: *Amphithalassius latus* sp. n. Scale bar 0.5 mm. 29, holotype ♂. 30, ♂ head in anterior view to show pattern due to ground colours and "pruinosity".

and supra-alars. Counts reveal variation as follows: dorsocentrals 9—15, acrostichals 0—10, supra-alars 2—8, the foremost supra-alar usually well behind transverse suture. Notopleurals normally 2, exceptionally 3, 1 or missing on one side. Prothoracic basisternum and episternum widely separated, anterolateral tips of basisternum sometimes hardly developed.

Wings: Radial stem more or less brownish dorsally, otherwise veins white at base, brownish more apically, and apical sections of medial branches faint, thus forming a pattern similar to that of *A. piricornis*. The brown sections of medial branches may or may not include the apex of discal cell. Discal cell short, measured along its anterior margin (M_{1+2}), about 1½ length of second basal cell (stem of M), R—M crossvein near its middle. CuA_2+A_1 variably developed, either rudimentary as in *A. piricornis*, or forming a stump of varying length (maximum as figured). Bristles on basal section of costa white, the most distal one not much longer than the one preceding it, costal spines black. Squamae white with white fringe, halteres with white knob and more or less darkened shaft.

Legs black at base, including coxae, trochanters and basal parts of femora; yellow to white more distally on apical quarter to half of fore and mid femora, tenth to quarter of hind femur, all tibiae and bases of tarsi; tarsi distinctly darkened from second or apex of first segment to tip. Fore and mid metatarsi as long as the following three segments taken together, hind metatarsus as long as segments 2 and 3 together. Bristles on legs shorter than greatest depth of hind femur, white except some of the tarsal spines black. Both bristles on hind coxa of equal size. Tibial ciliation longest on ventral side in basal half of hind tibia, attaining length equal to greatest depth of tibia. Tibial spines varying from white to black, tarsal claws black, pulvilli and empodium pale.

Abdomen distinctly longer than head and thorax together (Fig. 29). First sternite developed. Posterior tergites and sternites 5—8 black or dark brown, anterior tergites and sternites paler brown; hypopygium black, less obscured by pruinosity.

Wing length 1.45—1.8 mm.

Female (Figs 33, 36, 39—41): Similar to male but generally larger, face and lower part of frons wider, side margins nearly parallel on face and less diverging on frons toward vertex; palpi brown, sometimes pale at apex and lower rim; bristles on legs shorter. Abdominal tergites dark brown to black, sternites paler brown, ventral plate of eighth segment dark brown in anterior and lateral parts, pale brownish at tip, cerci dark brown or pale.

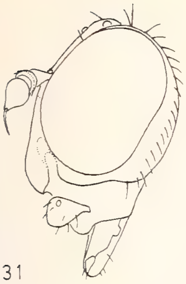
Wing length 1.75—2.3 mm.

Type material: All from South Africa, south coast of Cape Province and coast of Natal. Holotype ♂ (Fig. 29), paratypes 4♂ 3♀, Buffelsbaai, Cape Province, coastal sand dunes, 14. X. 1989, H. Ulrich, (holotype and paratypes 2♂ 1♀ in ethanol, paratypes 2♂ 2♀ pinned). Paratypes 4♂ 4♀, Buffelsbaai, Cape Province, coastal sand dunes, 12. (4♂ 2♀) and 13. X. 1989 (2♀), H. Ulrich, (in ethanol). Paratypes 3♂, Suiderkruis near Groot Brakrivier mouth, Cape Province, coastal sand dunes, 16. X. 1989, H. Ulrich, (in ethanol). Paratypes 2♂ 1♀, Swartkops River Mouth (north of Port Elizabeth), Cape Province, coastal sand dunes, 18. X. 1989, H. Ulrich, (in ethanol). Paratypes 4♂ 3♀, Mtunzini, Natal, coastal sand dunes, 27. X. 1989, H. Ulrich, (in ethanol). — Holotype and 14 paratypes (8♂ 6♀, one of each sex pinned) in NM, type number 706; 14 paratypes (9♂ 5♀, one of each sex pinned) in ZFMK.

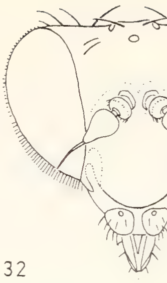
Additional specimens not given type status: South Africa, south coast of Cape Province. Material for detailed morphological studies, 30♂ from Buffelsbaai, H. Ulrich, (in ethanol, fixed FEA), in ZFMK.

Etymology: Latin, *latus*, broad, refers to the broad head and thorax.

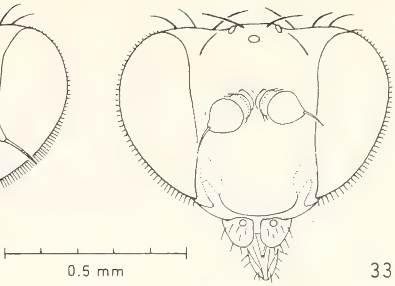
Figs 31—41: *Amphithalassius latus* sp. n. 31 and 32, ♂ head, lateral and anterior views. 33, ♀ head in anterior view. 34, antenna of ♂. 35, ♂, and 36, ♀ head, pronotum and mesothoracic alinotum, dorsal view. 37, prothoracic pleurosternal region of ♂, anteroventral view; bs basisternum, cx coxa, es episternum, lc laterocervicale. 38, wing of ♂. 39, ♀ postabdomen, dorsal view (macerated and stretched). 40 and 41, ♀ terminalia in dorsal and lateral views respectively (same preparation as in 39). c cercus, t6—t10 tergites 6—10, v8 ventral plate of 8th segment, perhaps laterotergite (Deuve 1988), vp ventral plate of proctiger (10th sternite?). Membranes dotted in Figs 37 and 39—41. Longer scale bar 0.5 mm refers to Figs 31—33 and 39, shorter to Figs 35, 36 and 38.



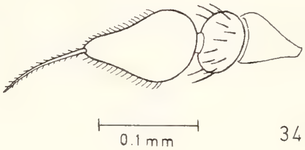
31



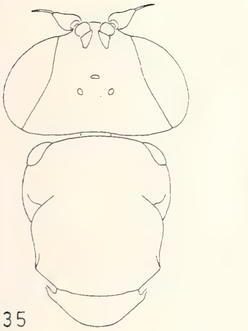
32



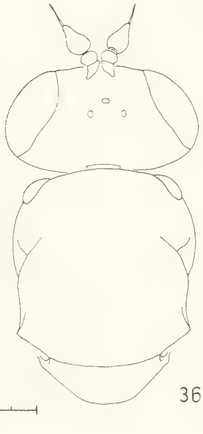
33



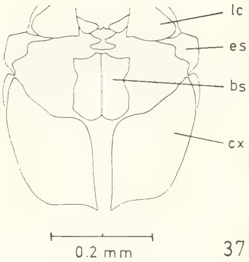
34



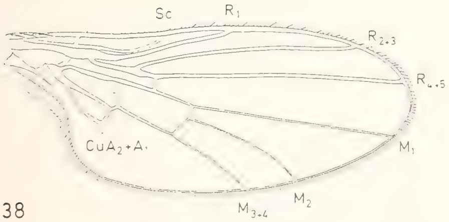
35



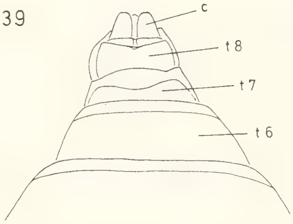
36


lc
es
bs
cx
0.2 mm

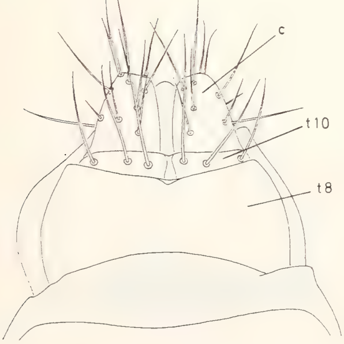
37


Sc
R₁
R₂₊₃
R₄₊₅
CuA₂+A₁
M₁
M₂
M₃₊₄

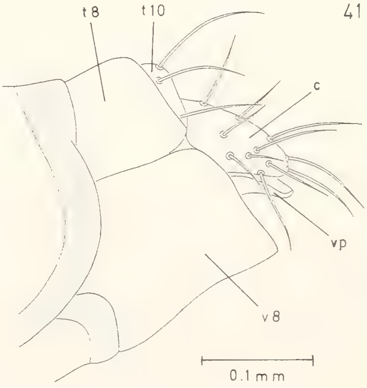
38



39



40


t8
t10
c
vp
v8
0.1 mm

41

Preliminary remarks on phylogeny

In the following paragraphs the significance of some characters for reconstruction of the phylogenetic position of the new genera is discussed. Thoracic and hypopygial morphology, which will be treated in detail in subsequent papers, are not considered here except one externally visible character included in the foregoing descriptions (character 10 below). The discussions are focused on the phylogenetic relationships of *Plesiothalassius* and *Amphithalassius* to *Parathalassius* and *Microphorella* (which will be referred to as "the conventional Parathalassiinae") and to the Dolichopodidae. As a representative of the closest outgroup, the Microphorinae, *Microphor* Macquart was included in the comparison. *Schistostoma* Becker, which has been assigned to the Microphorinae but has some additional apomorphous characters in common with the Dolichopodidae (see Chvála 1987), and *Thalassophorus* Saigusa, which may be closely related or even belong to the Parathalassiinae-Dolichopodidae group (see its original description, Saigusa 1986), are not considered as they have not been studied by me; both will be included in the comparative study when material becomes available.

As revealed in the foregoing descriptions and a preliminary study of macerated preparations of *Plesiothalassius natalensis* and *Amphithalassius latus*, both genera agree with *Parathalassius* and *Microphorella* in several characters discussed by Hennig (1971) and Chvála (1981 and 1983) as probable synapomorphies as opposed to the plesiomorphous condition in the Microphorinae, and either shared with the Dolichopodidae or not. These characters will be discussed first, starting with those shared by the Dolichopodidae (Nos 1—7). For each character the numbers given in brackets are those under which it was treated by Hennig and Chvála (1983).

1. Clypeus not separated from upper face and/or convex (Chvála 3), rigidly and immovably joined to praefrons and projecting nose-like (Hennig 2): The conditions found in *Parathalassius* and *Microphor* were described in detail and well figured by Hennig whose words were very descriptive and impressive, but Chvála was certainly right in defining the character more cautiously. The first statement regarding connection of the clypeus with the upper face, without a membrane between both or any other clear-cut border-line, is applicable in principle to the new genera too, despite modifications in shape of the parts concerned. However, I cannot agree with Hennig's view that the clypeus is immovable, since the cuticle is thin and the surface flat enough to permit elastic deformations. More important in the present context, outgroup comparison suggests that the condition in *Parathalassius* reflects the plesiomorphous, that in *Microphor*, with a membrane at the base of the clypeus, the apomorphous state. Thus this character may perhaps prove useful for establishing monophyly of the Microphorinae but not of the Parathalassiinae, the Dolichopodidae, or both. The second statement, concerning convexity of the clypeus, was correctly perceived by Chvála as facultative only. This character is subject to variation: a nose-like projection may be distinct in *Parathalassius* females and less so in males, but *Microphorella* looks quite different, and in *Amphithalassius* at least convexity may change with protrusion and retraction of the proboscis, as to be expected if one admits that the face can be deformed elastically. So there does not remain much of this character that could be used for phylogenetic considerations.

2. Antenna placed above middle of head (Chvála 2), shifted dorsad (Hennig 5): The validity of this character is doubtful for *Amphithalassius* and for *Microphorella praecox* (Loew), the type species of its genus (type series studied at the Zoological Museum of Humboldt University, Berlin, dried specimens only with shrunken heads), and is still imperfectly understood. It is thus impossible at present to assess its value for reconstruction of phylogeny. Hennig explained it by an elongation of the lower face as a consequence of the alleged fusion of the clypeus with the upper face (see previous character), but these are speculations based on doubtful assumptions. In the present state of knowledge, a high position of the antennae may be useful to characterize individual genera or species groups, but not to draw conclusions on phylogenetic relations between genera.

3. Maxillary laciniae absent, reduced (Chvála 4, Hennig 3): This character apparently applies to the new genera too, but this has still to be confirmed by a more detailed study. As in other cases, when parts are absent by reduction, one must be cautious in drawing conclusions on phylogeny since there are no criteria except the statistical one by which synapomorphy could be deemed more probable than parallel evolution. In fact the laciniae have been reduced elsewhere in the Empidoidea too, as described in the Hybotidae and in *Wiedemannia* among the Clinocerinae (Empididae) (Laurence 1953, Krystoph 1961, Chvála 1981, 1983). This character has obviously much to do with functioning of the mouthparts and there may be a close causal connection with the following one.

4. Labial paraphyses attached to maxillary stipites (Chvála 5, Hennig 4): The same condition appears to be present in both of the new genera. This might be a good character whose distribution may be best explained by a synapomorphy common to all four genera and the Dolichopodidae, although here too, homoplasy cannot be ruled out at present. A similar evolution appears to have occurred in the Clinocerinae and Hybotidae (Laurence 1953, Krystoph 1961), and if there are differences between the groups concerned, these should be worked out and their significance for phylogenetic conclusions analyzed.

5. Basal section of vein M_{3+4} separating discal from second basal cell ("basal crossvein", t_b) incomplete, absent in Dolichopodidae (Chvála 6, Hennig 6): This character applies to the new genera in the same way as to the conventional Parathalassiinae, and it looks so similar in all four genera that synapomorphy is considered to be the easiest explanation, the more so as no case of parallel evolution is known within the Empidoidea. Apparently the parathalassiine condition marks a first step toward complete fusion of the neighbouring cells as found in the Dolichopodidae. Although it looks like a simple stage of reduction, the fine structures affected may be more complex and it may prove an important innovation when its functional aspect is better understood.

6. Males dichoptic (Chvála 7, Hennig 7): Although this character cannot be definitely appraised, outgroup comparison suggests that it is apomorphous. Dichopticism in the male has evolved several times independently within the Empidoidea, for instance in the Clinocerinae and Tachydromiinae (Chvála 1983), and in the former the front may be as wide as in the flies considered here. That the males of the new genera, the conventional Parathalassiinae, and in the groundplan of the Dolichopodidae, agree in their dichoptic head structure, may well be due to

synapomorphy but homoplasy cannot be ruled out (for the value of holopticism or dichopticism as characters for study of phylogeny see Chvála 1983).

7. Eyes pubescent (Chvála 8, Hennig 8): This character, which is shared by the new genera too, is also to be found elsewhere within the Empidoidea, as in the Drapetini (Tachydromiinae) and most of the Clinocerinae (Chvála 1983). It is to be interpreted in the same way as the preceding one: synapomorphy within the Microphoridae-Dolichopodidae group is not improbable, but parallel evolution cannot be precluded.

Among the characters discussed above, the first two are deemed useless in the present context because they are either plesiomorphous (1) or doubtful as a character common to more than a single genus (2), whereas the other five were interpreted as apomorphies. Among the latter, synapomorphy was considered to be highly probable for one character only (5), whereas homoplasy could not be ruled out for the remaining four. But even if each of these four is not conclusive if taken alone, together they can support the assumption to be based on character 5, that the new genera, the conventional Parathalassiinae and the Dolichopodidae, are united in a monophyletic group. This is confirmed by a current study of thoracic morphology. The thoracic skeleton of both South African genera agree with that of *Parathalassius* and *Microphorella* in all apomorphous characters found to link the latter two with the Dolichopodidae, except lack of a complete prothoracic precoxal bridge as discussed below (see also Ulrich, in preparation). However, no characters were found that suggest a closer relationship to the Microphorinae. Monophyly of the whole group being fairly well established, the next question should be how this group can be further subdivided.

The following character described from the Parathalassiinae is lacking in the Dolichopodidae:

8. Antennal arista without visible segmentation (Chvála 1, Hennig 1): Lack of aristal segmentation was interpreted by both authors as a synapomorphy of *Parathalassius* and *Microphorella*. The same condition is found in both South African genera and since there is little doubt that it is apomorphous, it might be taken as evidence that all four genera form together a monophyletic group. One must, however, bear in mind that this is a simple character of reduction for which homoplasy cannot be ruled out, and that it has been studied externally only and cannot be assessed with certainty. In fact, loss of visible aristal segmentation seems to have occurred several times in the Empidoidea and even in the Microphoridae-Dolichopodidae group. According to Chvála (1983) a one-articulated arista occurs in representatives of the Hemerodromiinae, Clinocerinae (both Empididae) and Ocydromiinae (Hybotidae), and in the genera described by Negrobov (1978) from Upper Cretaceous amber, *Cretomicrophorus*, *Archichrysotus* and *Retinitus*, which are supposed to be more closely related to the Dolichopodidae than the Parathalassiinae. Examination of a pair of *Microphor* in Baltic amber, probably *M. rusticus* (Meunier), in the ZFMK collection, revealed an apparently unsegmented arista in the female at least, where the external structure of the base of the arista is clearly visible, contrary to Hennig's fig. 4.

The next two characters to be discussed are common to *Parathalassius*, *Microphorella* and the Dolichopodidae but missing in the new genera:

9. Tenth tergum of female abdomen cleft and spinose (Chvála 9): The tergal

sclerites considered here were assigned to the ninth segment by Hennig and Chvála, and interpreted as derivatives of the fused ninth and tenth terga (hemitergites 9+10) by Irwin (1974) and Ulrich (1988). In the present paper they are assigned to the tenth segment in agreement with Lobanov's statement (1980) that the ninth tergite is reduced in the Empidoidea. The new genera agree with the conventional Parathalassiinae and the Dolichopodidae in having the tenth tergum divided into a pair of hemitergites. This may be due to synapomorphy, since according to Chvála the tergal plate is still undivided in the Microphorinae. However, *Microphor sycophantor* (Melander) and *M. holosericeus* (Meigen) show the paired condition (Hennig 1976, Ulrich 1988). If the tenth tergite is unpaired in the groundplan of the Microphorinae and *Microphor*, bisection must have occurred at least twice independently in the Microphoridae-Dolichopodidae group and then this character does not provide conclusive evidence for monophyly. The females of *Parathalassius* and *Microphorella* have an acanthophorous postabdomen with the bristles of the tenth hemitergites transformed to spines. The same condition is found in many Dolichopodidae and may form part of the groundplan of that family, but this is not certain. In both new genera the tenth hemitergites bear simple bristles as in *Microphor holosericeus* and thus apparently present the plesiomorphous condition. This might be taken as evidence that the conventional Parathalassiinae and the Dolichopodidae together form a monophyletic group opposed to the new genera. However, the acanthophorous condition has obviously evolved several times not only in the Asiloidea but also in the Empidoidea and even among the closer relatives of the group considered here: Chvála (1987) found it in *Schistostoma* and Hennig (1976) figured it in *Microphor sycophantor*. So in this case, too, homoplasy cannot be ruled out. Woodley (1989) even considers that the acanthophorous condition might be plesiomorphous within the Empidoidea and reduced where missing.

10. Prothoracic basisternum and episternum fused to form a precoxal bridge: *Parathalassius* and *Microphorella* agree in having a narrow but complete prothoracic precoxal bridge which looks so similar in both that there may be good reason to explain this agreement by synapomorphy. The Dolichopodidae also have a precoxal bridge, but it is broader and may have developed independently, esspecially as a similar structure has obviously evolved several times in the Empidoidea. In *Plesiothalassius* the isolated basisternum is probably a plesiomorphous structure and constitutes a symplesiomorphy with the Microphorinae (for *Microphor* see Ulrich 1984). The condition found in *Amphithalassius*, with an incomplete precoxal bridge, is less clearly understood: it may represent an intermediate stage either in formation or reduction of a complete bridge. Since no case of reduction of a precoxal bridge is known, at least in the Empidoidea, it seems reasonable to prefer the first alternative. This would mean that the condition in *Amphithalassius* is plesiomorphous when compared with the conventional Parathalassiinae and apomorphous when compared with *Plesiothalassius* and the Microphorinae. One could infer from this not only that *Parathalassius* and *Microphorella* form a monophyletic group, perhaps together with the Dolichopodidae, but also that *Amphithalassius* is more closely related to this group than *Plesiothalassius*. However, the latter hypothesis at least would rest on a weak argument since independent evolution toward a precoxal bridge cannot be precluded.

The last character to be considered here seems to be common to the conventional Parathalassiinae only:

11. Male genitalia hypertrophied and postabdomen beginning with sternite 4 or even 3: The males of both *Parathalassius* and *Microphorella* have a strikingly large hypopygium and, related to this character, their fourth or even third abdominal sternite is modified by an indentation of its hind margin and by asymmetry. In the South African genera the hypopygium is smaller and the fifth sternite is the first to be modified. Comparing both conditions, that of *Parathalassius* and *Microphorella* is obviously apomorphous. It is apparently not shared by the groundplan of the Dolichopodidae and may constitute a synapomorphy confined to these two genera, a statement which, however, needs confirmation by a detailed study.

No character has been found to date which could be taken as indicating that the new genera are more closely related to the Dolichopodidae than the conventional Parathalassiinae.

As stated above, the Dolichopodidae, the conventional Parathalassiinae and the new genera probably form together a monophyletic group. The question of how this group has to be subdivided cannot yet be answered satisfactorily.

Two characters (10 and 11) may suggest a closer relationship between *Parathalassius* and *Microphorella*, but this hypothesis still rests on a weak foundation. If it holds, the South African species cannot be included in *Parathalassius* even if that genus is regarded as extremely varied, as long as *Microphorella* is retained as a separate genus. This was the final reason why new genera were proposed for them.

The phylogenetic affinities between the new genera, whether they form together a monophyletic group or not, are still open to question. That both genera have markedly widened maxillary palpi is too weak an argument for a close relationship. However, the incomplete precoxal bridge in the prothorax of *Amphithalassius* cannot be used as evidence for a closer relationship between that genus and those which have a complete bridge.

The problem about the sister group of the Dolichopodidae is also still unresolved. Among the possible hypotheses, two are more probable since they can be based on character agreements which may be due to synapomorphy: Distribution of the characters of the prothoracic pleurosternal region (10) and of the female postabdomen (9) might be taken as indicating a sister group relationship with the conventional Parathalassiinae; this would mean that the ancestors of the new genera split off earlier from the common stem. The structure of the arista (character 8), however, might be evidence that the conventional Parathalassiinae and the new genera form together a monophyletic group, which, if so, would be the sister group of the Dolichopodidae. Only the latter hypothesis would justify inclusion of the new genera in the subfamily, Parathalassiinae. As pointed out above, all three characters are not sufficiently conclusive for making a decision.

To sum up, phylogeny within the group established above is still entirely unknown, and any effort to make progress in this field requires additional characters which may be furnished by more detailed studies.

Zusammenfassung

Von sandigen Küstenbiotopen Südafrikas werden zwei neue Dipterengattungen, *Plesiothalassius* und *Amphithalassius*, mit vier neuen Arten beschrieben: *Plesiothalassius natalensis*, *P. flavus*, *Amphithalassius piricornis* und *A. latus*. *Parathalassius capensis* Smith 1972 wird zu *Plesiothalassius* gestellt und zur Typusart dieser Gattung erklärt. Typusart von *Amphithalassius* ist *A. piricornis* n. sp.

In einer vorläufigen Diskussion zur Stellung der neuen Gattungen im phylogenetischen System der Empidoidea werden die gegenwärtig bekannten Merkmalsverteilungen einer kritischen Bewertung unterzogen. Danach kann angenommen werden, daß beide Gattungen mit *Parathalassius* Mik, *Microphorella* Becker und den Dolichopodiden näher verwandt sind als *Microphor* Macquart (Microphorinae) und mit ihnen eine monophyletische Gruppe bilden. Eine weitere Unterteilung dieser Gruppe in monophyletische Einheiten gleichen Ranges (Schwestergruppen) ist zur Zeit noch nicht möglich; zu diesem Zweck sind weitere Untersuchungen aufgenommen worden. Es wäre verfrüht, die neuen Gattungen zu den Parathalassiinae zu stellen, da dies zu einem paraphyletischen Gruppenkonzept führen könnte.

References

Burck, H.-C. (1973): Histologische Technik. 3. Auflage. — VIII + 205 pp., 8 pls. Thieme, Stuttgart.

Chvála, M. (1981): Classification and phylogeny of Empididae, with a presumed origin of Dolichopodidae (Diptera). — Ent. scand. Suppl. No. 15: 225—236.

Chvála, M. (1983): The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark II. — Fauna entomologica scandinavica, Vol. 12: 281 pp. Scandinavian Science Press, Copenhagen or Klampenborg.

Chvála, M. (1986): Revision of Palaearctic Microphoridae (Diptera) 1. *Microphor* Macq. — Acta ent. bohemoslov. 83: 432—454.

Chvála, M. (1987): Revision of Palaearctic Microphoridae (Diptera) 2. *Schistostoma* Beck. — Acta ent. bohemoslov. 84: 133—155.

Chvála, M. (1988): Revision of Palaearctic Microphoridae (Diptera) 3. Parathalassiinae (*Parathalassius* Mik and *Microphorella* Becker). — Acta ent. bohemoslov. 85: 352—372.

Colless, D. H. (1963): An Australian species of *Microphorella* (Diptera: Empididae), with notes on the phylogenetic significance of the genus. — Proc. linn. Soc. N. S. Wales 88: 320—323.

Deuve, T. (1988): Les sternites VIII et IX de l'abdomen sont-ils visibles chez les imagos des Coléoptères et des autres Insectes Holométaboles? — N. Rev. Ent., (n. Sér.), 5: 21—34.

Hennig, W. (1971): Insektenfossilien aus der unteren Kreide, III. Empidiformia („Microphorinae") aus der unteren Kreide und aus dem Baltischen Bernstein; ein Vertreter der Cyclorrhapha aus der unteren Kreide. — Stuttgart. Beitr. Naturk. Nr. 232: 28 pp.

Hennig, W. (1976): Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera). — Stuttgart. Beitr. Naturk., (Ser. A Biol.), Nr. 283: 63 pp.

Irwin, M. E. (1974): An account of the southern African genus *Sciopolina* with descriptions of new species (Diptera: Dolichopodidae: Sciapodinae). — Ann. Natal Mus. 22: 221—264.

Krystoph, H. (1961): Vergleichend-morphologische Untersuchungen an den Mundteilen bei Empididen (Diptera). — Beitr. Ent. (Berlin) 11: 824—872.

Laurence, B. R. (1953): On the feeding habits of *Clinocera* (*Wiedemannia*) *bistigma* Curtis (Diptera: Empididae). — Proc. ent. Soc. London, (Ser. A), 28: 139—144.

Lobanov, A. M. (1980): [Possibilities of using the structural features of the ovipositor in the systematics of Brachycera-Orthorrhapha.] — In: Skarlato, O. A., K. V. Skufyin, E. P. Nartshuk, O. P. Negrobov & M. N. Kandybina: [Ecological and morphological principles of Diptera systematics (Insecta)], 44—47. Zool. Inst. AN SSSR, Leningrad. [In Russian.] — English translation (1985) in: Systematics of Diptera (Insecta), ecological and morphological principles, 70—74. Oxonian Press, New Delhi & Calcutta.

Negrobov, O. P. (1978): [Flies of the superfamily Empididoidea (Diptera) from Cretaceous amber of northern Siberia.] — Paleont. Zh. 1978: 81—90. [In Russian.]

Sabrosky, C. W. (1966): Mounting insects from alcohol. — Bull. ent. Soc. Amer. 12: 349.
Saigusa, T. (1986): New genera of Empididae (Diptera) from Eastern Asia. — Sieboldia 5: 97—118.
Smith, K. G. V. (1972): A remarkable new *Parathalassius* (Diptera: Empididae) from South Africa, with a key to world species. — Ann. Natal Mus. 21: 455—458.
Ulrich, H. (1984): Skelett und Muskulatur des Thorax von *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea). — Bonn. zool. Beitr. 35: 351—398.
Ulrich, H. (1988): Das Hypopygium von *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea). — Bonn. zool. Beitr. 39: 179—219.
Woodley, N. E. (1989): Phylogeny and classification of the "orthorrhaphous" Brachycera. — In: McAlpine, J. F., & D. M. Wood: Manual of Nearctic Diptera, Vol. 3, 1371—1395. Agriculture Canada Monograph No. 32. Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa.

Dr. Hans Ulrich, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-W 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 2	S. 217—222	Bonn, Juni 1991

Eine neue Wachsmotte (Lep., Pyralidae, Galleriinae) aus der West-Paläarktis

Wolfgang Speidel & Willibald Schmitz

Abstract. A new genus of the subfamily Galleriinae is described and placed in the tribe Galleriini Zeller, 1848 sensu Whalley, 1964. The type species, and single species contained, is *Pseudarenipses insularum* sp. n. from the Canary Islands and southern Spain.

Key words. Lepidoptera, Pyralidae, Galleriinae, Canary Islands, Spain.

In den vergangenen Jahren wurden von R. Paas und dem Zweitautor mehrere Wachsmotten auf den Kanarischen Inseln gefangen, die der *Arenipses sabella* Hampson, 1901 zwar sehr ähneln, aber im Gegensatz zu dieser einen rudimentären Rüssel besitzen. Während eines Besuches des Erstautors im British Museum (Natural History)1) in London wurde die Art auch in der dortigen Sammlung aufgefunden. Sie war von M. Shaffer schon vor 25 Jahren als neu erkannt und beiseite gesteckt worden. Da nun zahlreiche Stücke der neuen Art vorliegen, scheint es uns an der Zeit, sie zu benennen. Sie gehört einer neuen Gattung an:

Pseudarenipses gen. n.

Typus-Art: *Pseudarenipses insularum* sp. n., hier festgelegt.

Diagnose: Die neue Gattung gehört wegen der beiden Uncus-Spitzen zur Tribus Galleriini Zeller, 1848. Die beiden im ♂ Genital vergleichbaren Gattungen dieser Tribus unterscheiden sich im Vorderflügelgeäder: *Cathayia* Hampson, 1901 fehlt die Ader R_3 (bei *Pseudarenipses* gen. n. vorhanden), *Galleria* Fabricius, 1798 besitzt gestielte R_4 und R_5 (*Pseudarenipses* gestielte R_3 und R_4). Die äußerlich ähnliche Gattung *Arenipses* Hampson, 1901 (Tribus Tirathabini Whalley, 1964) weicht ebenfalls im Vorderflügelgeäder ab: R_4 und R_5 sind gestielt auf R_3, und die Adern R_3 und R_{4+5} besitzen einen gemeinsamen Stiel mit M_1.

Beschreibung: Kopf: Fühler des ♂ ganz kurz pubeszent, Wimperlänge etwa 0,2 bis 0,3facher Schaftdurchmesser. Fühler des ♀ ohne Wimpern. Ocelli fehlen. Maxillarpalpen winzig, fünfgliedrig, annähernd von 0,3facher Länge des Augendurchmessers. Rüssel rudimentär, entrollt höchstens 0,6fache Länge des Augendurchmessers erreichend. Labialpalpen dimorph: Beim ♂ sind sie hängend, das Endglied abgewinkelt, von knapp 1,1facher Länge des Augendurchmessers, am distalen Ende mit krallenartiger Sensille. Beim ♀ sind die Labialpalpen wesentlich länger, von etwa 1,8facher Länge des Augendurchmessers, ebenfalls hängend, jedoch gerade, Endglied nicht abgewinkelt.

---

1) Abkürzungen: BMNH, British Museum (Natural History) [Jetzt: Natural History Museum], London. ZMUC, Zoological Museum, University of Copenhagen, Copenhagen, Dänemark. ZFMK, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

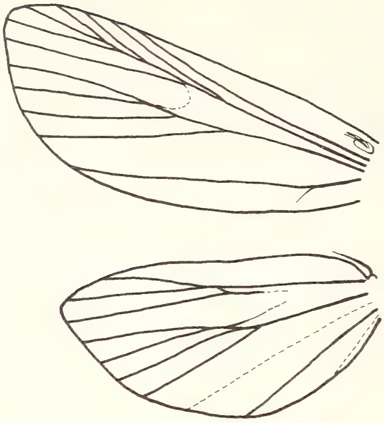


Abb. 1: *Pseudarenipses insularum* gen. n., sp. n.; Flügelgeäder.

Thorax: Beinspornschema 0-2-4. Wie üblich die äußeren Sporne kürzer als die inneren. Vordertibie mit Epiphysis von wenig mehr als halber Tibienlänge.

Flügelgeäder (FU305♂SP; Abb. 1): Im Vorderflügel sind R_3 und R_4 gestielt. Auffällig ist beim Männchen eine bereits von Hampson (in Ragonot 1901: 501 und 1917: 36) bei *Arenipses sabella* hervorgehobene drüsenartige Anschwellung auf der Vorderflügelunterseite in der Nähe der Basis. Hierbei dürfte es sich um eine bei den Gattungen *Arenipses* und *Pseudarenipses* ganz besonders auffällige, aber bei den Galleriinae weit verbreitete Duftdrüse (Birch et al. 1990: 39) handeln. Der abgegebene Duft (volatiles männliches „Pheromon") soll eine Anlockung bzw. Stimulation der Weibchen bewirken. Die chemische Zusammensetzung des Duftes ist bei einer ganzen Reihe von Galleriinae-Arten bekannt (vgl. Birch et al. 1990: 38).

Bemerkungen: Die neue Gattung gehört zu den Galleriini Zeller, 1848 sensu Whalley, 1964, da der Uncus zwei winzige Spitzen trägt. Die ähnliche Gattung *Arenipses* hingegen gehört zu den Tirathabini Whalley, 1964, da dort der Uncus abgerundet ist. Außerdem besitzt die einzige Art der neuen Gattung einen rudimentären Rüssel, bei *Arenipses* hingegen ist ein langer Spiralrüssel vorhanden.

Zu den Galleriini zählen die Gattungen *Achroia* Hübner, 1819, *Cathayia* Hampson, 1901, *Chevalierella* Ghesquière, 1943, *Eloeidiphilos* Praviel, 1938 (= *Palmia* Whalley, 1964, praeocc.), *Galleria* Fabricius, 1798 und *Trachylepidia* Ragonot, 1887. Ein sehr ähnlich gebautes männliches Genital tritt in den Gattungen *Galleria* und *Cathayia* auf, *Cathayia* fehlt jedoch die bei *Pseudarenipses* vorhandene Ader R_3 im Vorderflügel, bei *Galleria* sind R_4 und R_5 gestielt, während bei *Pseudarenipses* R_3 und R_4 gestielt sind.

Die phylogenetischen Beziehungen der Galleriinae-Gattungen untereinander sind völlig unbekannt. Es existiert nur ein mehr intuitiver Ansatz (Hampson 1917: 18). Die Monophylie der einzelnen Gattungen ist ebenfalls nicht durch Autapomorphien belegt. Bei Weiterentwicklung des typologischen Systems in ein phylogeneti-

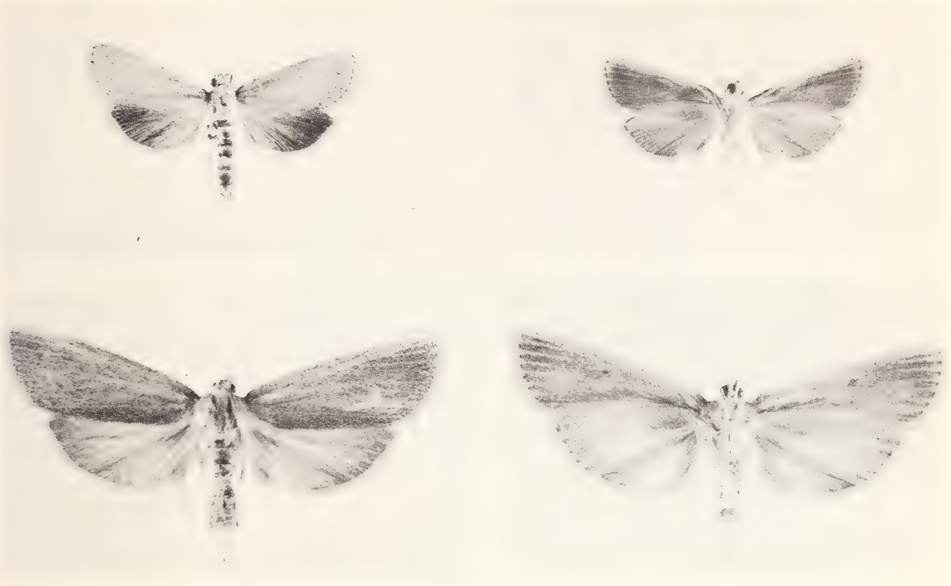


Abb. 2—3: Ober- und Unterseite der Imagines von *Pseudarenipses insularum* gen. n., sp. n.; 2 (oben): Paratypus ♂, Spannweite 28 mm, Fuerteventura, Jandia, Morro Jable, leg. W. Schmitz 4. — 7. 5. 87; Coll. Schmitz. — 3 (unten): Allotypus ♀, Spannweite 46 mm, Fuerteventura, Jandia, Cofete, ca. 200 m, leg. W. Schmitz 4. 5. 87; ZFMK.

sches könnten sich noch einige Verschiebungen, insbesondere eine Verminderung der Anzahl von Gattungen mit nur minimalen Unterschieden, ergeben.

Ob die große Ähnlichkeit mit der zu den Tirathabini Whalley, 1964 gehörenden Gattung *Arenipses* Hampson, 1901, deren typische und bisher einzige Art *A. sabella* Hampson, 1901 ist, auf eine engere Verwandtschaft hinweist, kann hier nicht entschieden werden. Sollten *Arenipses* und *Pseudarenipses* tatsächlich Adelphotaxa sein, ist in jedem Fall die Trennung der Galleriini und Tirathabini zu verwerfen.

Die einzige Art der neuen Gattung ist:

Pseudarenipses insularum sp. n.

Locus typicus: Kanarische Inseln, Teneriffa, Santa Cruz.

Holotypus ♂: Tenerife, Santa Cruz, 25. II. 1955, A. J. Dewick. [Holotypus ♂ *Pseudarenipses insularum* sp. n., sel. Speidel & Schmitz 1990] BMNH.

Allotypus ♀: Fuerteventura, Jandia/Cofete, ca. 200 m, 4. 5. 87, W. Schmitz. [Allotypus ♀ *Pseudarenipses insularum* sp. n., sel. Speidel & Schmitz 1990.] ZFMK.

Paratypen: 1 ♂, Tenerife, Santa Cruz, 25. II. 1955, A. J. Dewick, 1 ♂, 4 ♀, Tenerife, Santa Cruz, 26. II. 1955, A. J. Dewick, 1 ♂, Tenerife, Santa Cruz, 27. II. 1955, A. J. Dewick, 1 ♂, 1 ♀, Tenerife, Santa Cruz, 1. III. 1955, A. J. Dewick, 1 ♂, 1 ♀, Tenerife, Santa Cruz, 3. III. 1955, A. J. Dewick, 1 ♂, 1 ♀, Tenerife, Santa Cruz, 4. III. 1955, A. J. Dewick, 1 ♂, 1 ♀, Tenerife, Santa Cruz, 7. III. 1955, A. J. Dewick, 1 ♂, 1 ♀, Canary Islands, III. 1953, A. J. Dewick, genitalia slides BMNH 8933 ♂ und 8934 ♀; 1 ♀, Gran Canaria, Maspalomas, 16. VIII. 1966, P. H. Ward; 1 ♀, Gomera, Valle Gran Rey, 4. VIII. 1966, P. H. Ward. BMNH;

1 ♂ Fuerteventura, Jandia/Morro Jable, 23. 2. 90, W. Schmitz. ZFMK;

1 ♀, Canary Islands, Gran Canaria, Santa Lucia, 1000 m, 10/VIII.-1979, P. Stadel Nielsen, 1 ♀, Canary Islands, Gran Canaria, Bañaderos, 200 m, 25/III.-1979, P. Stadel Nielsen, 1 ♀, Canary Islands, Gran Canaria, Fataga, 1000 m, 22/III.-1979. P. Stadel Nielsen, 1 ♀, Gran Canaria, Valle d'Agoste, 200 m, 21/III.-1979, P. Stadel N. ZMUC;

1 ♂, Kanar. Inseln, Teneriffa, 16.—28. 11. 84, A. Schaefer, GU 319 ♂ SP, 1 ♀, La Palma, 5.—19. 10. 79, am Licht, A. Schaefer, Berlin 65. Coll. Gerstberger;

1 ♀, Ins. Canar., Fuerteventura, Jandia/40 m, Esquinzo/Lf., 13. 2. 1985, W. Schmitz leg., GU 308 ♀ SP, 1 ♀, Ins. Canar., Fuerteventura, Jandia/40 m, Esquinzo/Lf., 12. 3. 1988, W. Schmitz leg., 1 ♀, Ins. Canar., Fuerteventura, Jandia/40 m, Esquinzo/Lf., 6.—28. 5. 1985, R. Paas leg., 1 ♂, Ins. Canar., Fuerteventura, Jandia/40 m, Esquinzo/Lf., 13. 2. 1985, W. Schmitz leg., 1 ♀, Kanar. Inseln, Tenerife, Los Gigantes, 10.—16. 2. 1984, Dr. M. Boness. Coll. Gierling;

1 ♀, Südspanien, Prov. Almeria, Cabo de Gata, 0 m, 1. 11. 1989, Dr. Grünewald. Coll. Grünewald;

1 ♀, Teneriffa, Puerto de la Cruz, 19. 7.—2. 8. 83, B. Hager. Coll. Hager;

1 ♀, Spanien, Kanar. Inseln, La Palma, Brena Alta, 1.—15. 3. 89, leg. Kinkler. Coll. Kinkler;

1 ♀, Gran Canaria, Maspalomas, 3. XII. 1958, Pinker leg. Coll. Klimesch;

1 ♂, 1 ♀, Teneriffa, 272. Coll. Pröse;

1 ♂, Lanzarote, Pt. d. Carmen, 18. 1. 1989, Riefenstahl, „70". Coll. Riefenstahl;

1 ♀, Gomera, Valle Gran Rey, Caleta, 16. 8. 86, leg. Schwan, 1 ♀, Gomera, Valle Gran Rey, Caleta, 24. 8. 86, leg. Schwan, 1 ♀, Fuerteventura, Jandia/Bco. Esquinzo, 1.—10. 5. 87, W. Schmitz, 1 ♀, Fuerteventura, Jandia/Bco. Esquinzo, 13. 3. 88, W. Schmitz, 1 ♂, Fuerteventura, Ajuy b. Pajara, 6. 5. 87, W. Schmitz, GU 307 ♂ SP, 2 ♀, Fuerteventura, Ajuy b. Pajara, 6. 5. 87, W. Schmitz, 1 ♀, Fuerteventura, Jandia/Bco. del Salmo, 12. 3. 88, W. Schmitz, 2 ♀, Fuerteventura, Jandia/Morro Jable, 12. 4. 86, W. Schmitz, 1 ♂, 1 ♀ Fuerteventura, Jandia/Morro Jable, 28. 4.—7. 5. 87, W. Schmitz, 1 ♀, Fuerteventura, Jandia/Morro Jable, 8. 4. 86, W. Schmitz, GU 316 ♀ SP, 1 ♂ Fuerteventura, Jandia/Morro Jable, 23. 2. 90, W. Schmitz, 1 ♀, Fuerteventura, Jandia/Bco. Esquinzo, 21. 2. 90, W. Schmitz, Coll. Schmitz;

1 ♀, Spanien, Prov. Almeria, Sierra Alhamilla, Rioja, 30. 10. 89, 200 m, R. Schütz. Coll. Schütz;

1 ♂, 1 ♀, Fuerteventura, Jandia/Cofete, 200 m, 4. 5. 87, W. Schmitz, 1 ♂, 1 ♀, Fuerteventura, Jandia/Bco. Esquinzo, 1.—14. 2. 91, W. Schmitz. Coll. Speidel; [Für alle: Paratypus ♂ bzw. ♀ *Pseudarenipses insularum* sp. n., sel. Speidel & Schmitz 1990.]

Typenmaterial im BMNH (9 ♂, 11 ♀), ZMUC (4 ♀) und ZFMK (1 ♂, 1 ♀), ferner in den Privatsammlungen Gerstberger (1 ♂, 1 ♀), Gierling (1 ♂, 4 ♀), Grünewald (1 ♀), Hager (1 ♀), Kinkler (1 ♀), Klimesch (1 ♀), Pröse (1 ♂, 1 ♀), Riefenstahl (1 ♂), Schmitz (3 ♂, 11 ♀), Schütz (1 ♀) und Speidel (2 ♂, 2 ♀).

Wegen schlechter Erhaltung ausgeschlossen aus der Typenserie: 1 ♂, Ins. Canar., Gran Canaria (S-Hälfte), Barranco Veneguera/200 m, 3. 4. 1985/Lf., E. Mai leg., GU/FU 305 ♂. Coll. Gierling.

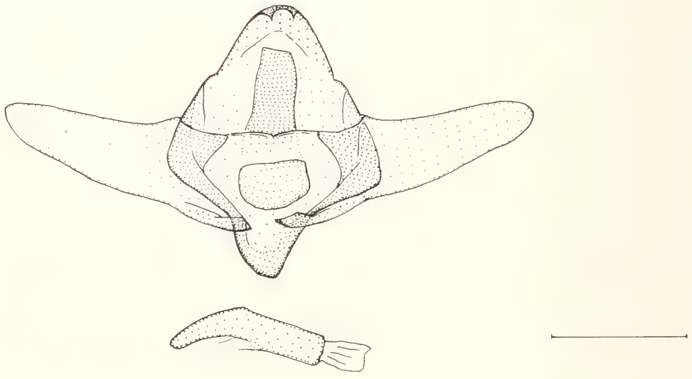


Abb. 4: *Pseudarenipses insularum* gen. n., sp. n.; männliches Genital (GU307♂SP). Maßstab 1 mm.

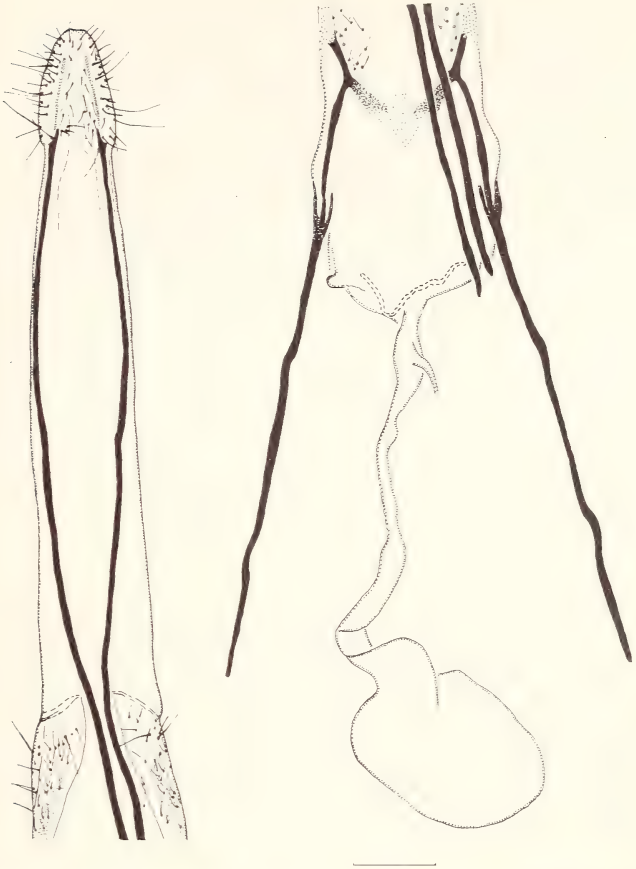


Abb. 5: *Pseudarenipses insularum* gen. n., sp. n.; weibliches Genital (GU 308 ♀ SP). Maßstab 1 mm.

Beschreibung (Untersucht: 19 ♂, 40 ♀): Spannweite 30 (♂) bis 47 mm (♀).

Habitus (Abb. 2—3): Vorderflügel von gelbbrauner Färbung, nach Ridgway (1912) variierend zwischen pinkish-buff, cinnamon-buff, clay-color and tawny-olive, der Hinterflügel bräunlich grau (nach Ridgway etwa drab). Die Fransen aller Flügel etwas rötlich (Ridgway: etwa orange-cinnamon). Bei *Arenipses sabella* sind die Vorderflügel mehr gelblich (pale yellow-orange), die Hinterflügel weißlich mit gleichgefärbten Fransen. Flügelunterseiten bei *Pseudarenipses* wie die Oberseiten gefärbt, nur etwas blasser. Kopf, Fühler, Palpen, Thorax, Beine und Abdomen von der Farbe der Vorderflügel.

♂ Genitalien (Untersucht 4 ♂, genitalia slide BMNH 8933 ♂, GU 305 ♂ SP, GU 307 ♂ SP, GU 319 ♂ SP) (Abb. 4): Auffallend sind die beiden kleinen Spitzen des Uncus. Wegen des Vorhandenseins dieser Spitzen ordnen wir die Gattung in die Tribus Galleriini ein. Prinzipielle Unterschiede zu den Genitalien von *Galleria* und *Cathayia* sind nicht erkennbar.

♀ Genitalien (Untersucht 3 ♀, genitalia slide BMNH 8934 ♀, GU 308 ♀ SP, GU 316 ♀ SP) (Abb. 5): Auffallend ist ein enorm langer Ovipositor (bei den vergleichbaren Gattungen wesentlich kürzer). Die Bursa ist verhältnismäßig kein, ohne Signum. Vermutlich werden die Eier in tiefe Spalten abgelegt.

Erste Stände und Ökologie: Falter liegen vor aus allen Monaten des Jahres außer Juni und September, mit einem Maximum im Februar und März. Bei einer von Chretien (1917: 408) durchgeführten Zucht der *Arenipses sabella* ernährten sich die Räupchen von diversen Substraten, z. B. toten Blättern und Insekten. Nach Rungs (1979: 191) lebt die Raupe auch an Dattelfrüchten. Diese Lebensweise erklärt die Verschleppung der Art nach Großbritannien, wo sie sicher nicht bodenständig ist. Auch bei *Pseudarenipses* muß eine weitgehende Polyphagie angenommen werden. Unwahrscheinlich ist, daß die Raupe phytophag ist. Das Vorkommen der Art in Spanien könnte ebenfalls auf Verschleppung zurückzuführen sein.

Verbreitung: Kanarische Inseln: Teneriffa, Gran Canaria, La Gomera, La Palma, Fuerteventura, Lanzarote; Südspanien: Almeria. Die ähnliche *Arenipses sabella* hingegen ist von Marokko bis zum Nahen Osten verbreitet, aber auch auf die Britischen Inseln verschleppt worden.

Dank

Den Herren M. Boness, R. Paas und H. Schwan danken wir für Materialüberlassung. Ebenso danken wir den Herren G. Behounek, M. Gerstberger, R. Gierling, T. Grünewald, B. Hager, O. Karsholt (ZMUC), H. Kinkler, J. Klimesch, H. Pröse, H. G. Riefenstahl und R. Schütz für die leihweise Überlassung von Untersuchungsmaterial, D. Stüning (ZFMK) für die Durchsicht des Manuskriptes und die Falterfotos. M. Shaffer gebührt unser besonderer Dank für die Auskünfte bezüglich des im BMNH in London verwahrten Typenmaterials und seinen fachlichen Rat.

Literatur

Birch, M. C., G. M. Poppy & T. C. Baker (1990): Scents and eversible scent structures of male moths. — A. Rev. Ent. 35: 25—58.

Chretien, P. (1917): Contribution à la connaissance des Lépidoptères du Nord de l'Afrique. Notes biologiques et critiques. — Annls Soc. ent. Fr. 85 (3) (1916): 369—502.

Fletscher, D. S. & I. W. B. Nye (1984): The generic names of moths of the world. — XV + 185 S. London.

Hampson, G. F. (1917): A classification of the Pyralidae, subfamily Gallerianae. — Novit. zool. 24: 17—58.

Ragonot, E. L. (1901): Monographie des Phycitinae et des Galleriinae. — In Romanoff, N. M. (Ed.): Mémoires sur les Lépidoptères 8. XLI + 602 S., pl. 24—57. St. Pétersbourg.

Ridgway, R. (1912): Color standards and color nomenclature. — IV + 44 S., 53 pl. Washington D. C.

Rungs, C. (1979): Catalogue raisonné des Lépidoptères du Maroc. 1. — VII + 222 + 9 S. 2 Karten. Rabat.

Whalley, P. E. S. (1964): Catalogue of the Galleriinae (Lepidoptera, Pyralidae) with descriptions of new genera and species. — Acta zool. cracov. 9 (19): 561—618, pl. 14—44.

Dr. Wolfgang Speidel, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1. — Willibald Schmitz, Mutzer Heide 29, D-5060 Bergisch Gladbach 2.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 2	S. 223—224	Bonn, Juni 1991

Buchbesprechungen

Medvedev, G. S. (Hrsg.): *Keys to the Insects of the European Part of the USSR, Vol. IV, Lepidoptera*, pt. 1 (1989). xxxvi + 991 S., 585 Abb.; pt. 2 (1990), x + 1092 S., 675 Abb. (Keys to the Fauna of the USSR, No. 117 & No. 130). Englische Übersetzung des russischen Originals. Verlag E. J. Brill, Leiden, New York, Kopenhagen, Köln.

Die beiden bis jetzt als englische Übersetzung vorliegenden Teile dieser groß angelegten Bestimmungsschlüssel-Reihe (die Originalvorlagen, unter Mitarbeit einer Vielzahl bekannter russischer Wissenschaftler entstanden, erschienen bereits 1978 bzw. 1981) behandeln ausführlich insgesamt 50 Lepidopteren-Familien mit 2480 Arten: das sind fast alle in der im Titel genannten Region vorkommenden Species!. Der 1. Teil umfaßt 16 der „primitiven" Lepidopteren-Familien sowie einen Teil der Tortricidae (Wickler), der zweite Teil weitere 33 Familien inklusive der „tineoiden"Gruppen, die in der systematischen Reihenfolge des 1. Teils fehlen (Fam. 11—14).

Teil 1 beginnt mit einer kurzen, aber in diesem Zusammenhang ausreichenden Einführung in die Morphologie der Imagines, Besonderheiten der Präimaginalstadien, die Biologie der Lepidopteren und ihre ökonomische Bedeutung sowie Sammel- und Präparationstechniken. Ein winziges Kapitel über Taxonomie und Systematik unterstreicht lediglich, daß eine kontroverse Diskussion über diesen Problemkreis nicht Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist (auch die verwendeten höheren systematischen Kategorien „Microjugata", „Macrojugata", „Frenata" sind aus heutiger Sicht überholt).

Es folgt ein Familien-Schlüssel aller im Gebiet vorkommenden Lepidopteren-Familien (also auch der nicht im Teil 1 behandelten; bei diesen wird entsprechend auf Teil 2 oder den — noch nicht erhältlichen — Teil 3 verwiesen).

Der Schlüssel ist insofern etwas gewöhnungsbedürftig, als Seitenverweise sich auf die russische Originalfassung beziehen; diese sind im englischen Text, zusätzlich zu der normalen Numerierung, recht klein an linken Textrand eingeblendet, und es bedarf einiger Übung, sie zügig aufzufinden. Dieser Nachteil in der Handhabung wurde im 2. Teil, der am Anfang den kompletten Familienschlüssel wiederholt, abgestellt. Allerdings hat man sich nicht die Mühe gemacht, auch den Index umzustellen, so daß auch in diesem Teil die Seitenzahlen der russischen Originalversion am linken Textrand angegeben sind.

Im systematischen Teil wird jede Familie anhand morphologischer Besonderheiten ausführlich charakterisiert, was auch eine Beschreibung des männlichen und weiblichen Genitalapparates einschließt. Es folgen Angaben zur Lebensweise und zu eventuellen Besonderheiten der Larvalstadien sowie zur Gesamtverbreitung der Familie. Den Abschluß bilden stets Hinweise auf die verwendete Originalliteratur.

Der nun folgende Schlüssel führt zu den Gattungen, die ebenfalls ausführlich beschrieben werden.

Zu den einzelnen Arten gelangt man dann meist mit Hilfe dreier verschiedener Schlüssel: 1) basierend auf äußeren Merkmalen, sowie 2) denen der männlichen und 3) der weiblichen Genitalarmaturen.

Begleitet wird der Text von einer ungewöhnlich großen Zahl von Abbildungen, durchweg Strichzeichnungen von guter bis sehr guter Qualität. In der Regel wird von jeder Art der Falter, das männliche und das weibliche Genital dargestellt, zusätzlich finden sich aber in großer Zahl weitere morphologische Detaildarstellungen (Geäder, Palpen oder Kopfpartien in Seitenansicht, Beine, kurz alle zur Identifizierung wichtigen Einzelheiten). Außerdem gibt es hier und dort Zeichnungen der Eier, Raupen und Puppen, sofern sie arttypische Besonderheiten aufweisen, von minierenden Arten werden die Blattminen dargestellt, die oft leichter zur Artbestimmung führen als die winzigen Falter.

Die Zahl der Einzeldarstellungen geht in die Tausende, da sich unter jeder Abbildungsnummer mehrere (bis zu 15) Zeichnungen verbergen. Die Qualität der Falterzeichnungen läßt eine fotografische Darstellung kaum vermissen, übertrifft sie sogar in vielen Fällen, namentlich bei den sehr kleinen Arten. Für die übrigen Zeichnungen wurden zwar nicht nur Originale der russischen Bearbeiter verwendet, sondern auch Vorlagen der verschiedensten Bearbeiter reproduziert, so daß die Qualität im einzelnen etwas schwankt, sie sinkt jedoch nie unter ein akzeptables Niveau. Dankenswerterweise findet sich bei jeder Abbildung ein Quellenhinweis.

Auch am ausführlichen Literaturverzeichnis beider Bände wird deutlich, daß für dieses Werk international erarbeitete Erkenntnisse herangezogen wurden. Eine Liste der häufigsten Autorennamen mit deren Abkürzungen sowie eine sehr nützliche Zusammenstellung englischer Pflanzenbezeichnungen mit ihren wissenschaftlichen Namen (in beiden Bänden identisch) rundet dieses Bestimmungswerk ebenso ab wie das sorgfältig ausgearbeitete Register, das zu jedem Artnamen auch die zugehörige Gattung nennt.

Alles in allem ein Werk, das eine unübersehbare Fülle von Informationen bietet und in Umfang und Vollständigkeit seinesgleichen sucht. Es dokumentiert eindrucksvoll das hohe Niveau der lepidopterologischen Forschung in der Sowjetunion, und man kann nur hoffen, daß auch die Teile 3—5 (die ursprüngliche Konzeption von nur drei Bänden wurde aufgegeben) bald als Übersetzung zur Verfügung stehen werden.

D. Stüning

Roth, H. J., Hrsg. (1991): *Kölner Naturführer — Wege zur Natur in der Großstadt.* Mit Beiträgen von H.-V. Bastian, B. P. Kremer, W. Meyer, H. J. Roth, A. Schulz, P. Strunden. 400 S., 250 farb. Abb., 2. Aufl. Wienand Verlag Köln.

Wenn ein Busch schon nach einem Jahr in zweiter Auflage erscheint wie dieses, ist es bei einem interessierten Leserkreis gut angekommen. Für den Kölner Naturführer gilt das Goethe-Wort: „Wer vieles bringt, wird vielen etwas bringen."

Man findet unter dem Motto „Köln entdecken" nicht nur Heimatkunde mit naturkundlichem Schwerpunkt, z. B. Informationen über den Rhein, über Parkanlagen, Friedhöfe, Wälder und Heide, sondern auch die Namen von Veeh (Vieh), Vügel (Vögel) un Deere (Tiere), Obs (Obst), Gemös (Gemüse) un Blome (Blumen) op Kölsch. Zur römischen Stadtmauer und Wasserleitung sowie zur Botanik der Großkapitelle der Rundpfeiler des Kölner Doms und zu den Pflanzenornamenten im Altenberger Dom werden Beziehungen hergestellt. (Der Herausgeber des Buches, Pater Dr. Hermann Josef Roth, ist ein Fachmann auf dem Gebiet „Botanik in der Bauplastik".) Zoo, „Flora" und der Botanische Garten werden behandelt wie auch die geo- und biowissenschaftlichen Institute der Universität, das Tropicarium in Monheim und der Geopark Tannenbusch. Verbindungen zwischen Naturkunde und Industrie finden sich bei der Beobachtung des Braunkohlenreviers. Die Bedeutung des Verkehrs macht das Kapitel Eisenbahnbotanik deutlich. Die Wasserversorgung der größten rheinischen Stadt wird ebensowenig vergessen wie das Erholungsgebiet Fühlinger See und der Forstbotanische Garten. Auch die Tierkunde kommt nicht zu kurz, auch nicht auf den Fotos. Verdiente Kölner Naturschützer werden gewürdigt (z. B. um die Hornpott-Kiesgrube).

Dies sind nur wenige Hinweise auf die speziellen Kapitel, die, auf sieben Stadtzonen verteilt, 113 Ausflugsziele beschreiben. Auch wer Köln zu kennen glaubt, lernt da noch viel Neues dazu!

Dank geschickter Redaktion (Dr. Bruno P. Kremer) sind diese Kapitel gut lesbar geschrieben „wie aus einem Guß". Dabei liegt ihnen die Arbeit eines Teams von 6 Autoren zugrunde, alles anerkannte Fachleute auf ihrem Gebiet.

Besonders lobenswert sind Hinweise, wie die verschiedenen Ziele mit öffentlichen Verkehrsmitteln, zu Fuß oder mit dem Rad, erreichbar sind. Wo es erforderlich ist, werden die Öffnungszeiten erwähnt.

In den einleitenden Kapiteln treten die einzelnen Autoren des vielseitigen Teams namentlich in Erscheinung: Dr. Hans-Valentin Bastian (Stadtzoologie), Dr. Bruno P. Kremer (Geographie, Klima, Botanik, Stadtbiotope), Prof. Dr. Wilhelm Meyer (Geologie), Peter Strunden (Grünplanung), Angelika Schulz (Stadtökologie).

Farbfotos, Karten und Diagramme gestalten das Buch gefällig und anschaulich (Bildnachweis hinter dem Register). Stichworte zur Stadtökologie (A. Schulz u. 17 weitere Autoren) sowie Tips zum Umwelt- und Naturschutz erhöhen seinen praktischen Wert, desgleichen eine Adressenliste der naturkundlichen Vereine, Behörden, Umweltschutzverbände u. a. Wer das Gelesene wissenschaftlich vertiefen will, kann auf ein umfangreiches Literaturverzeichnis zurückgreifen.

Das Buch wird in und um Köln viele Menschen anregen, Natur zu entdecken, zu lieben und zu schützen. Außerhalb Kölns wird es gewiß bald zu ähnlichen Publikationen anregen. Vielleicht gibt es sogar Anlaß zu neuen Karnevalsschlagern mit dem Thema Natur und Umweltschutz?!

Helmut Kramer

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&" an Stelle von „und". Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.

Eisentraut, M. & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321—335.

Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — Am. Mus. Novit. 2821: 1—25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

[English version in the next number]

Bonner zoologische Beiträge
Band 42, Heft 2, 1991

INHALT

The ontogeny of social play and agonistic behaviour in selected canid species
D. Feddersen-Petersen 97

Notes on the morphology, ecology and geographic origin of the Cyprus Long-eared hedgehog (*Hemiechinus auritus dorotheae*)
P. Boye 115

Notes on the distribution of small mammals (Insectivora, Rodentia) in Epeirus, Greece
Th. S. Sofianidou & V. Vohralík 125

Ein neuer Wüstenrenner aus dem Hochland Afghanistans, *Eremias* (*Eremias*) *afghanistanica* sp. n. (Reptilia: Sauria: Lacertidae)
W. Böhme & N. J. Ščerbak 137

Zur Reptilienfauna Perus nebst Beschreibung eines neuen Anolis (Iguanidae) und zweier neuer Schlangen (Colubridae)
K. Henle & A. Ehrl 143

Contribution à la faune herpétologique des Iles Méditerranéennes: Présence de la Couleuvre vipérine *Natrix maura* (Reptilia, Colubridae) en Corse
R. Fons, H. Saint Girons, M. Salotti, M. Cheylan & J. P. Clara 181

Two new genera of parathalassiine-like flies from South Africa (Diptera, Empidoidea)
H. Ulrich 187

Eine neue Wachsmotte (Lep., Pyralidae, Galleriinae) aus der West-Paläarktis
W. Speidel & W. Schmitz 217

Buchbesprechungen 124, 136, 142, 223

QL
1
B72z
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
JAN 23 1992
LIBRARIES

Band 42, Heft 3—4, 1991 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 225—236	Bonn, November 1991

Reproduction and social organization in *Peropteryx kappleri* (Chiroptera, Emballonuridae) in Colombia

Gloria E. Giral, Michael S. Alberico & Luz Marina Alvaré

Abstract. The social organization and reproduction of *Peropteryx kappleri* were studied in small colonies inhabiting a series of abandoned coal mines at the base of the Western Andes near Cali, Colombia. All bats from each colony were individually marked and observed frequently for extended periods during both day and night. With few exceptions, all adult bats left the mines alone or in small groups shortly after 1800 h and returned between 0200 and 0600 h. Only one social group was found in each mine and these groups demonstrated high fidelity, not only to their mines of residence but also to particular preferred sites within them. Males did not exhibit territorial behavior and females dominated the organization of the social groups. Some individuals, usually females, occasionally visited other mines nearby, but always returned to their own social groups. The birth of young coincided with the two rainy seasons in this tropical region and some females bore young in both seasons during the year of observation. In the final days of the gestation period, females left the group to establish individual breeding territories some distance away from the rest of the group members. These sites were continuously maintained for parturition and rearing of the single young until weaning. From the day of birth, the young were invariably left alone in this territory during the night while the mothers were absent from the mine. After weaning, between 50 and 60 days of age, the young dispersed from the mines and the females returned to their position in the social group.

Key words. *Peropteryx kappleri*, reproduction, social organizaton, Colombia.

Introduction

Bats are among the most gregarious of all mammals, forming colonies of several million individuals in the case of *Tadarida brasiliensis* in the southwestern United states (Humphrey 1971). This colony life has favored the development of complex social systems among Neotropical emballonurids, such as the harems maintained by single territorial males in *Saccopteryx bilineata* (Bradbury & Emmons 1974), or phyllostomids such as *Artibeus jamaicensis* (Morrison 1979).

The evolution of social behavior is governed by environmental features such as suitable roosts and food resources (Bradbury 1977). For this reason, species of the same genus may show different social systems. Social factors may vary among species and take many diverse forms (Hill & Smith 1984). The size of social groups depends on local abundance of suitable resting places as hollows in rocks (caves, mines), trees or old buildings (Hill & Smith 1984; Fenton 1985). A habitat with limited roosting sites limits the development of large colonies (Kunz 1973). Emballonurids are agile bats, crawling and scampering on the walls of their preferred caves and tree trunks (Hill & Smith 1984).

It has been demonstrated that tropical chiropterans have a variety of social organizations (Dwyer 1971; Bradbury 1977) involving complex responses to seasonal environmental changes (McWilliam 1987). Little is known about social structure and functioning for the tropical species (Bradbury 1977) largely as a result of the difficulty of making direct observations within dark caves (McWilliam 1987). There have been few studies of adaptation to climatic changes in the tropics involving comparisons between climate, reproduction, growth and social organization except for those presented for *Brachyphylla cavernarum* (Nellis & Ehle 1977) and *Coleura afra* (McWilliam 1987). This paper reports some observations on the social organization and reproduction of *Peropteryx kappleri* (Emballonuridae) and compares this with other species.

Material and methods

The study was conducted in a series of seven abandoned coal mines (Table 1) located near the base of the Western Cordillera of the Andes, west of Cali, Departamento del Valle, Colombia (3 ° 27' N, 76 ° 32' W) between November 1981 and December 1982. All results are from natural populations of *Peropteryx kappleri* roosting in the coal mines. Colonies in other nearby mines were also observed during the study, but could not be visited on a regular basis because of difficult access. The mostly horizontal mine shafts, from 10 to 200 m in length, were usually cool and humid even during the dry seasons. The mean inside temperature was from 20.8 ° C to 22.4 ° C and the ceiling height varied from 1.5 to 3.0 m. During 1982, the total annual rainfall was 1767 mm with peaks in the months of April and November, mean relative humidity was 73 %, and the annual mean temperature was 24.5 ° C (Universidad del Valle Station, ca. 2—5 km from the mines studied, HIMAT 1987). The vegetation of the region is described as Tropical Dry Forest (bs-T, Espinal 1977).

Individuals of *P. kappleri* were captured in their roosts by hand or by hand net both day and night. Most bats were marked with colored plastic rings (3 mm in diameter and 5 mm long) hung on a loop of colored paraffin-coated thread tied around their necks as a collar. Individuals where differentiated by the combination of colored rings and thread color differed between caves (Fig. 1).

During the day observations and data recording at their roosts, a mist net was placed at the cave entrance to prevent escape. Sometimes nets were also placed during the night to capture other bat species that share the roost site with *P. kappleri*. Some of the larger mines supported small populations of *Glossophaga soricina*, *Carollia perspicillata* and *Desmodus rotundus* in addition to *P. kappleri*. Data recorded for each bat included: sex, body weight, forearm length, reproductive condition, and exact roosting site in the mine.

Thirty-eight young born during the study were frequently measured and weighed using a dial caliper and spring balance during a period of ca. 60 days, the time interval necessary to reach adult size. Measurements were taken during the night, between 2000 and 2100 h, when

Table 1: Characteristics of seven abandoned coal mines harboring populations of *Peropteryx kappleri*, including numbers of adults captured and young born in each mine during the period from November 1981 to December 1982 (All measurements for mines in m, except temperature, in ° C).

Mine	Elevation	Length	Average Height	Average Width	Average Temp. x̄	±SD	Adults ♂	Adults ♀	Young ♂	Young ♀	?
1	1,190	15	2.0	1.5	22.0	0.2	10	14	0	3	1
2	1,220	30	1.5	1.0	22.3	0.8	3	2	0	1	
3	1,415	>200	3.0	1.8	20.8	0.5	14	33	2	10	2
4	1,390	>200	2.5	3.0	21.0	0.6	8	7	3	3	
5	1,230	10	1.5	1.5	21.4	0.5	2	8	0	4	
6	1,315	15	2.0	2.0	21.4	0.6	13	13	4	3	
7	1,320	15	2.5	2.5	21.6	0.5	6	10	5	0	
						Total	56	87	14	24	3

the adults were absent from the mines foraging. Neonates were identified by relating their roosting positions to numbered markers and topographic features during the first 15 days after which they were marked with colored rings, the string collars being changed every 5—8 days.

Daily activity patterns inside the mines were studied by direct observation using a head lantern. For this purpose a black plastic blind was hung along one end of the cave corridor with a hole in the upper portion where the observer could stand without disturbing the bats. Records of sex, weight and arm length were taken during each visit. Caves were visited on a weekly basis and daily during the reproductive period. Notes on climate were also taken.

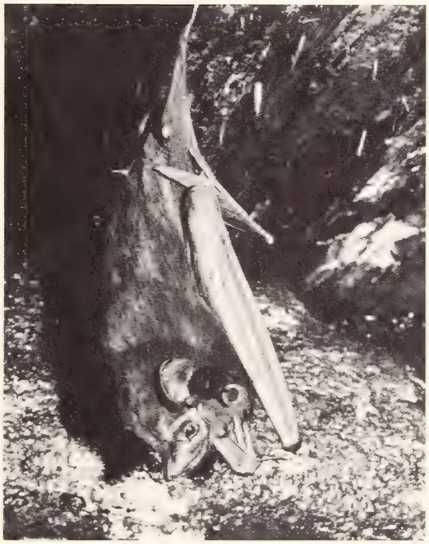


Fig. 1: Adult male *Peropteryx kappleri* roosting during the day in mine #6, showing the individual marking system with colored plastic rings.

Results

Roosts and daily activity patterns

The seven abandoned coal mines contained colonies formed by from 5 to 47 individuals of *Peropteryx kappleri* (Table 1). They were found to roost in the darker portions of the mine shafts just beyond the point where the intensity of light from the entrance was insufficient for human vision during the day, either in the deeper portions of short mines or in side tunnels. They roosted as groups of individuals, each maintaining a minimum individual distance, on the walls of the mine (Fig. 2) or, preferentially, in cupolas formed in the ceiling by cave-ins.

During the day, most individuals occupied precise resting positions within a cluster. A few solitary individuals were found in fixed sites on the periphery, not forming an integral part of the group. The roosting positions were maintained during the entire 14 months of observations with some temporary movements from one mine to another. One female occupied a solitary site at the rear of mine #2. This female was the individual most frequently observed to visit other roosts (she was

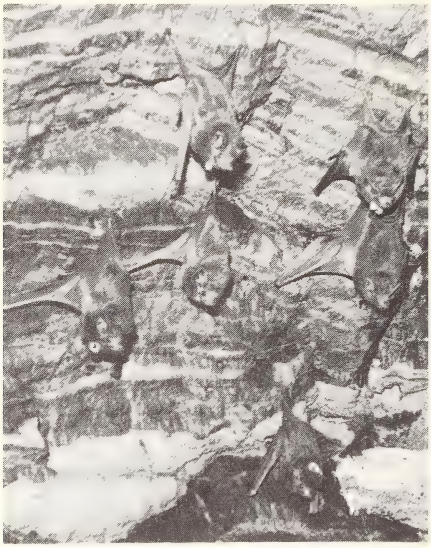


Fig. 2: Group of adult *Peropteryx kappleri* roosting on a concave mine wall. The open wings are a sign of alertness, indicating readiness to fly.

found not to be at her roosting site on seven occasions). She also gave birth and reared her young in the same site at the back of the mine.

Evening emergence began at 1800 h and was normally completed in less than one hour. *P. kappleri* became active at 1600 h, at which time bats began to vocalize and make flights to near the entrance and back to the deeper parts of the mine shaft. Most bats left the day roost in small groups of three to five individuals. Approximately 20 % of the bats left the mines unaccompanied. *P. kappleri* normally remained outside the cave during the entire night. Only five males and one female (with young) were observed inside the mines at this time. Bats usually returned in groups to their roosts between 0200 to 0600 h. They approached the mine entrance in groups and showed aggressive interactions with their mouths, giving the appearance of biting each other while flying. After several passes, females were usually the first to enter. Inside the cave their flight was accompanied by strong vocalizations, especially when approaching one another, until they finally settled on their roost sites. Each individual maintained the same roosting site and changes were very rarely observed. Self-grooming was the next activity after roosting. The fur was combed with the claws of the hind foot. Wings were stretched out, first one then the other, repeated several times. This grooming activity lasted until about 0800 or 0900 h. Mutual grooming was never observed among the adults of a social group, although it occurred between mother and young.

Social groups

A total of 143 individuals of *P. kappleri* was observed in the seven roosts studied (Table 1). Individual mines supported from 5 to 47 individuals, including residents and temporary visitors. In each colony, groups made up of both males and females were found. Summing colonies from all mines, adult females outnumbered males (by a factor of 1.4), suggesting harem formation. A total of 36 individuals (25 females, 11 males) was observed to visit other roosts, either being found in another of the seven mines included in the study (13 females, 4 males) or simply absent from their known roosts, presumably visiting others nearby (12 females, 7 males). All visitors later returned to their original roosts and social groups. Compared to the size of the social groups, a relatively small proportion of individuals (12 % of residents) moved between roosts. *P. kappleri* exhibited a stable conformation of core social groups during the 14 months of observation. *P. kappleri* males were not observed to defend territories and social groups usually contained more females than males.

Juvenile *P. kappleri* of both sexes dispersed from the roosts where they were born after the eighth week. Never during the 14 months of the study was a juvenile observed to stay, integrating itself into the social group of its mother.

Reproduction

Births occurred during January, March, April, May, October and November, with a marked peak in April and a smaller one between October and November (Fig. 3), corresponding to precipitation peaks for 1982 (HIMAT 1987). Rainfall in these peak months was above the 30 yr average for nearby Palmira (1006 m) and Miranda (1200 m), which show the same bimodal precipitation pattern (FAO 1985). The total number of juveniles born was 41 (23 females, 15 males, and 3 of unknown sex). This synchronized parturition appears to be the result of a highly synchronous copulation behavior. On 20 June 1982 at 1000 h in a nearby mine not included in this study,

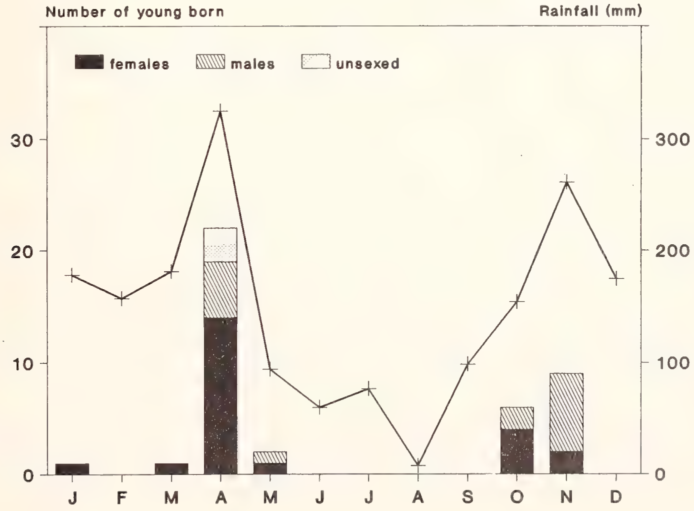


Fig. 3: Total number of young *Peropteryx kappleri* born in all seven mines studied during 1982 and total monthly rainfall during 1982 (data from HIMAT 1987).

which contained more than 60 individuals of *P. kappleri*, three pairs were observed mating ca. 50 cm from one another, surrounded by a larger group at rest.

When females were close to parturition, an increase in body weight of 1—2 g was observed. At this time they moved to different individual roosting sites, away from the group but inside the same mine shaft. They tended to roost in general proximity, but maintaining a distance of at least one meter between each other. After weaning their young, the adult females rejoined the social group to which they initially belonged. The weaned young, having achieved adult size apparently dispersed from the roosts and were never observed again.

Of the 87 females, 38 (44 %) reproduced during the 14 month study period, always with a single young per litter. Four females had two litters during 1982. Each female gave birth to two young of the same sex (two to males and two to females).

Maternal care

During the day, *P. kappleri* females were always found together with their young in their individual roosting sites and the bond between mother and infant was maintained from birth until weaning. Young were always observed hanging alone during the night when the mothers were absent, even on the day of birth. On two separate occasions, one in each peak of reproductive activity, new-born were found alone at the roost site.

Communication between the mother and new-born was done through audible vocalizations. Females returning from foraging emitted a call which was answered by vocalizations from the young. These vocalizations continued until the young could attach itself to its mother. These mother-baby vocalizations have also been reported for various microchiropteran species (Hill & Smith 1985). When mother and young were separated, it took less than five minutes for the mother to recover its young.

During the day, the mothers covered the young with their wings and the young bats attached themselves to their mothers' hair at the base of the tail using the claws of their feet while they nursed. If disturbed, females would open their wings to the side as if to fly or fly to a new site within the mine with the young attached.

Growth and development

On the day of birth, a piece of umbilical cord was observed to remain only into the first night. The new-born had their eyes open and they closed them when exposed to the light. The wings were brilliant dark black and clumsy. Wet hair was present only on dorsum, the abdomen being completely naked and the internal organs visible through the pink skin. The toes were separate and similar to those in the adults, with some long hairs over the tarsi. The new-born were defenseless and their only activity was to nurse.

The new-born were very strong; from the first day it was difficult to separate them from their mothers. Their vocalizations were barely audible. The minimum weight recorded for a new-born was 1.5 grams and the minimum forearm length was 20 mm (female). On the third day after birth, the hair was dry, soft and silky. During the fourth day they tried to open their wings as if to fly and vocalizations were stronger. Short jumping flights, advancing no more than one meter, were first observed on the eighth day while the mother was absent at night. During the day, the mother normally escaped with the young firmly attached if disturbed (Fig. 4). The vocalizations of the young were more clearly defined. After twenty days the young could reach up to two meters in each flying jump; the abdomen presented little hair but the skin was darker. After thirty days the mothers still carried the juveniles to nurse; if disturbed the mother carried the young or it followed the mother, flying to another place. After

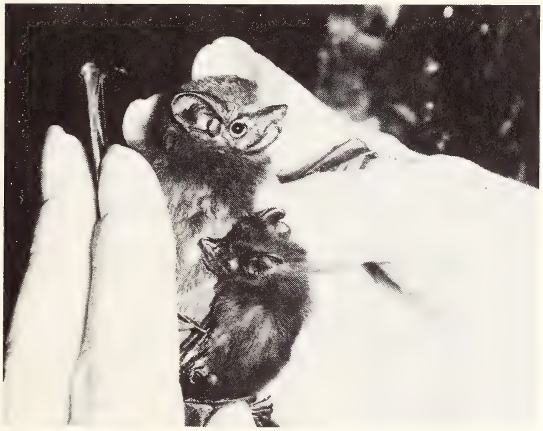


Fig. 4: Female of *Peropteryx kappleri* with her approximately eight-day-old young clinging tightly while nursing.

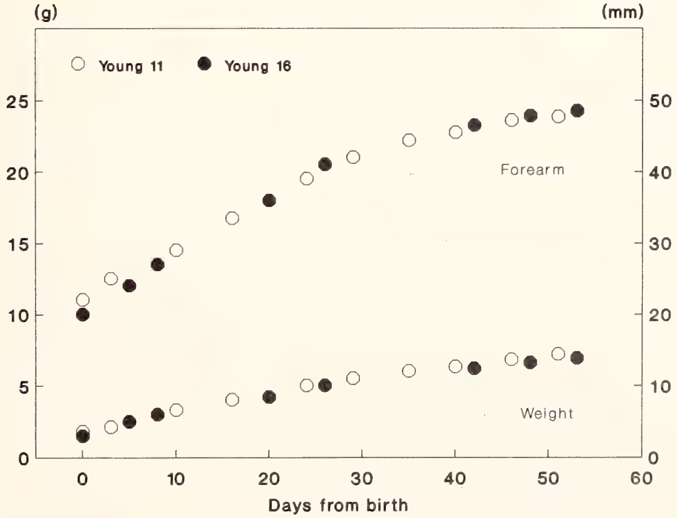


Fig. 5: Growth curves for two female *Peropteryx kappleri* discovered on day of birth (#11 born 18 April, #16 born 16 October 1982).

forty days the juveniles still hung on their mothers for nursing. At this age they were able to fly like an adult.

Approximate adult size (forearm) and weight were reached by fifty-five days of age. At this time we first observed them to leave the roost, supposedly for foraging. During the day they usually hung from 10 to 30 cm from their mothers' roosting site. The only observable difference between juveniles and adults at this stage of development was hair color. In the juveniles the hair was light at the base, darker at the tips and soft and silky, while the hair of adults was more dense. During the study period no external signs of molting were observed. The growth rate was faster in the first month and also was faster in those born in the long rainy season than those born in the short rainy season. After sixty days most of the juveniles of both sexes had abandoned the cave and were never seen again.

Sexual dimorphism was observed in the 143 marked adults of *P. kappleri*. Females had a longer forearm (51.85 ±1.62 mm) and weighed more (10.21 ±1.33 g) than males (48.89 ±1.46 g; 7.89 ±1.03 mm). In the juveniles observed, this sexual dimorphism was also evident before abandoning the roosts.

Discussion

Peropteryx kappleri requires more protected roosting sites than those used by some other species of emballonurid bats. Under natural conditions *P. kappleri* prefers humid caves and rocky fissures (Sanborn 1937; Villa-R 1966; Handley 1976). Such sites are generally selected by bat species for microclimatic conditions that favor gestation, nursing, development of young and protection from predators (McNab 1974; Humphrey 1975).

In the study area, *P. kappleri* roosts in abandoned coal mines common at the base of the Western Cordillera of the Andes on the outskirts of the city of Cali. The mines studied supported relatively stable populations of between 5 and 47 individuals. However, more than 60 individuals were observed in another mine which was not included in the study. These coal mines are a good approximation of natural roosting places for *P. kappleri* and they were found to be common, even in smaller excavations. Roosts with these conditions may favor the formation of more stable social groups than the exposed branches or tree trunks used by *Saccopteryx leptura* and *Rhynchonycteris naso* (Bradbury & Vehrencamp 1976a) or the hollow tree trunks used by *S. bilineata* (Bradbury & Emmons 1974) and *Artibeus jamaicencis* (Morrison 1979). A cave (or abandoned mine) provides a permanent roost and offers protection against predators which is especially important during reproductive seasons.

P. kappleri had two peaks of reproductive activity in this study. Most births occurred in April with a total of 23 young. The other birth peak was in October—November with 6 and 9 individuals, respectively. Both birth peaks coincided with the rainy seasons. *S. bilineata* in Trinidad have only one period of reproductive activity, with young being born from late May to mid-June, just at the beginning of the rainy season (Bradbury & Emmons 1974). In the present study, *P. kappleri* had two periods of reproductive success, similar to *Coleura afra* in Kenya (McWilliam 1987), suggesting that two reproductive cycles may be the rule for emballonurids in tropical regions with two rainy seasons.

Parturition was synchronous in *P. kappleri* in all seven mines studied. During the long rainy season, 34 % of the females gave birth and during the short rainy season 25 %. Only 7 % of the females reproduced in both rainy seasons. Two births per year have been reported in other neotropical bats (*Artibeus jamaicensis*, Flemming 1971; *Rhynchonycteris naso*, Bradbury & Emmons 1974; *Myotis nigricans*, Wilson 1971), indicating that tropical bats which are not restricted by food availability or climate for long periods tend to exhibit polyestrous reproductive cycles.

Overall more females were born than males (1 : 1.4, males : females) in contrast to *Coleura afra*, another emballonurid, in tropical Africa (McWilliam 1987). The sex ratio among new-born differed between the two reproductive periods: 1 : 3.5 (males : females) during the first wet season and 1 : 0.6 (males : females) for the second. Although our sample size is small, we suggest that the social organization in *P. kappleri*, with females outnumbering males requires more females to be born.

Except for being able to open their eyes at birth, the ontogeny of *P. kappleri* is similar to that reported for several species of vespertilionids (Jones 1967; O'Farrell & Studier 1973). In this respect, they are similar to captive phyllostomids such as *Carollia perspicillata* (Kleiman & Davies 1979) and *Desmodus rotundus*, but gestation and development in the latter species is much slower (Schmidt & Manske 1973).

Females of some bat species carry the juveniles while foraging and/or between roosting sites (Young 1967; Fenton 1969; Davis 1970; Bradbury 1977). Other emballonurid species carry their babies during foraging or leave them in different roosting sites until the adults return (Bradbury & Emmons 1974). Bradbury & Vehrenkamp (1976b) reported that *P. kappleri* females leave the young in the roosting site during their nocturnal foraging bouts. From the present study, we conclude that this is the general rule for *P. kappleri*; females never carry the young during the night, not even on the day of birth. Leaving juveniles in the roosting sites suggests that *P. kappleri* is safe from predators in the coal mines.

The social organization of *P. kappleri* was similar to that reported for *Rhynchonycteris naso* and *Saccopteryx leptura* (Bradbury & Emmons 1974). Males and females maintain individual spacing while roosting on suitable substrates inside the coal mines. In these social groups females usually outnumber males, as also reported for *Myotis nigricans* (Wilson 1971). A few solitary individuals occupy periferal sites, not forming an integral part of the group, similar to reports for *S. bilineata* and *S. leptura* (Bradbury & Vehrencamp 1976a). The social groups persisted throughout the study period and only one group was present in each mine. Size of the social group and individual positions within it demonstrated a high level of temporal stability. A few resident individuals, 13 females and 4 males, moved from one cave to another, but always returned to their original site, demonstrating high site fidelity for this species. This behavior has also been observed in other species (*Desmodus rotundus*, Wimsatt 1969; *Myotis adversus*, Dwyer 1970; *Carollia perspicillata*, Fenton 1985; *Saccopteryx bilineata*, McCracken 1987), where populations showed frequent interchanges between nearby harems or colonies. We suspect that females might visit other groups in search of other males.

Before parturition, females move from the social group to larger individual roosting sites for birth and growth of young. Even though females change roosting sites temporarily, they return to their specific sites after the juveniles are weaned.

That those females producing two litters during the study period returned to the same individual roosting sites suggests some sort of territorial defense, although we did not observe agressive encounters between adjacent reproductive females.

A stable group size and composition for *P. kappleri* in each roost site is assured by the dispersal of juveniles after reaching adult size. During the study period, no juvenile was observed to become integrated into its mother's group. This is in contrast to *S. bilineata*, where juveniles stay with their mothers until the third month (Bradbury & Vehrencamp 1976a), and to *Coleura afra* where even three generations of females may be present in a group (McWilliam 1987). During our study, juveniles were never observed after dispersal. Adult female movements and juvenile dispersal may suggest that inbreeding in *P. kappleri* is minimal, as also reported for *S. bilineata* (McCracken 1984).

We have no evidence to suggest that *P. kappleri* males are territorial or compete for females. On the contrary, it appears that females dominate the social structure, entering the roost first after foraging, and choosing the roosting sites for reproduction. Also, the females most frequently moved between roosts. However, males might be involved in controlling group size by promoting the early dispersal of young as reported for *C. afra* (McWilliam 1987) to the extreme.

That *P. kappleri* social organization is not as complex as in other bat species is suggested by the fact that social grooming was never observed except for mother-young grooming. The rather simple and stable social organization in *P. kappleri* is selected for by favorable climatic conditions, abundant seasonal food resources, and secure roost site availability found in this tropical region. *P. kappleri* exhibits a high site fidelity both for day roosting sites and individual reproductive roosting sites.

Acknowledgements

This paper is the result of the research project presented as an undergraduate thesis of the senior author at the Universidad del Valle, Cali, Colombia. The authors express their thanks to all those individuals who participated in the field work, especially B. V. Giral, and to H. Carvajal and C. A. Hoyos who prepared the photographs. We thank R. Hutterer for encouragement to publish the results presented here, for preparation of the graphs, and translation of the abstract to German. L. M. Alvaré is grateful to LUFTHANSA for providing necessary financial support for the revision of recent literature and preparation of the manuscript while at the Alexander Koenig Zoological Research Institute and Museum.

Resumen

La organización social y reproducción de *Peropteryx kappleri* fueron estudiadas por observación directa durante día y noche por el período de un año cerca a Cali, Colombia. Se encontró un sistema social basado en la conformación de grupos estables de tamaño variable de murciélagos que ocupaban socavones de minas abandonadas, probablemente debido a la protección ofrecida contra temperaturas extremas y depredadores. Los grupos sociales ocupaban lugares escogidos dentro de las minas y algunos individuos adultos se mantuvieron solitarios. Generalmente, los murciélagos adultos se ausentaban de la mina desde 1800 h, cuando salían en busca del alimento, hasta entre 0200 y 0600 h del día siguiente. En cada mina se encontró un solo grupo social y los individuos presentaban fidelidad tanto a su mina de residencia como a los sitios preferidos dentro de ella. Los machos no presentaron comportamiento territorial y las hembras dominaron la organización de los grupos sociales. Algunos individuos, usualmente las hembras, visitaron otras minas en ocasiones, pero siempre volvieron a su grupo social. Las épocas de mayor número de partos coincidieron con los dos picos anuales de lluvia. Las hembras parieron una sola cría y algunas se reprodujeron dos veces durante el año de estudio. Durante los últimos días de la gestación, las hembras se alejaron de su posición en el grupo, para establecer territorios individuales en sitios algo apartados. Allí parieron a su cría y permanecieron en este lugar hasta el destete. Desde el día del parto, las crías fueron dejadas solas en estos territorios mientras la madre salía de noche de la mina. El vínculo madre-hijo duró entre 50 y 60 días, después del cual las hembras volvieron a entegrarse al grupo social y los juveniles se dispersaron de las minas.

Zusammenfassung

Die Fortpflanzung und Sozialstruktur in kleinen Kolonien der Fledermaus *Peropteryx kappleri* wurde in einer Reihe von aufgelassenen Kohlengruben am Fuß der westlichen Anden bei Cali, Kolumbien, studiert. Alle Fledermäuse dieser Kolonien wurden individuell markiert und regelmäßig über längere Zeiträume tags wie nachts beobachtet. Mit wenigen Ausnahmen verließen alle erwachsenen Tiere die Stollen allein oder in kleinen Gruppen kurz nach 18:00 h und kehrten zwischen 02:00 und 06:00 h zurück. In jedem Stollen wurde nur jeweils eine Sozialgruppe gefunden; die Gruppen bewiesen eine hohe Ortstreue in bezug auf den gewählten Stollen als auch auf die bevorzugten Hangplätze innerhalb der Stollen. Die Männchen zeigten kein Territorialverhalten; die Organisation der Sozialgruppen wurde von den Weibchen bestimmt. Einige Tiere, vorwiegend Weibchen, besuchten gelegentlich Nachbarstollen, kehrten aber immer zu ihrer eigenen Gruppe zurück. Die Geburt der Jungen fiel in die beiden Regenzeiten dieser tropischen Region; einige Weibchen gebaren Junge in beiden Regenzeiten eines Beobachtungsjahres. Am Ende der Tragzeit sonderten die Weibchen sich etwas von der Gruppe ab und bildeten individuelle Brutpflegebezirke. Diese Plätze wurden von der Geburt bis zur Entwöhnung des einzigen Jungtieres beibehalten. Vom Tag der Geburt an wurden die Jungtiere in jeder Nacht in den Weibchenterritorien alleingelassen, nachdem die Mütter die Stollen verlassen hatten. Nach der Entwöhnung, die in das Alter zwischen 50 und 60 Tagen fiel, verließen die Jungen die Stollen, während die Weibchen an ihre alten Positionen innerhalb ihrer Sozialgruppen zurückkehrten.

References

Bradbury, J. W. (1977): Social organization and communication. — In: Wimsatt, W. (ed.): Biology of bats, Vol. 3, 1—72. — Academic Press, New York.

Bradbury, J. W. & L. H. Emmons (1974): Social organization in some Trinidad bats. I. Emballonuridae. — Z. Tierpsychol. 36: 137—183.

Bradbury, J. W. & S. L. Vehrencamp (1976a): Social organization and foraging in emballonurid bats: I. Field studies. — Behav. Ecol. Sociobiol. 1: 377—381.

Bradbury, J. W. & S. L. Vehrencamp (1976b): Social organization and foraging in emballonurid bats: II. A model for the determination of group size. — Behav. Ecol. Soziobiol. 1: 383—404.

Davis, W. H. (1970): Carrying of young by flying female North American bats. — Amer. Midl. Nat. 83: 186—196.

Dwyer, P. D. (1970): Social organization in the bat *Myotis adversus*. — Science 168: 1006—1008.

Dwyer, P. D. (1971): Are bats really conservative? — Fauna 1: 31—35.

Espinal, L. S. (1977): Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia: Memoria explicativa del Mapa Ecológico. — Inst. Geogr. ”Augustín Codazzi”, Bogotá.

FAO-Food and Agriculture Organization of the United Nations (1985): Agroclimatological data for Latin America and the Carribean. — FAO Plant Production and Protection Series No. 24, Rome.

Fenton, M. B. (1969): The carrying of young by females of three species of bats. — Can. J. Zool. 47: 158—159.

Fenton, M. B. (1985): Communication in the Chiroptera. — Indiana Univ. Press, Bloomington.

Flemming, T. H. (1971): *Artibeus jamaicensis*: delayed embryonic development in a Neotropical bat. — Science 171: 402—404.

Handley, C. O. (1976): Mammals of the Smithsonian Venezuela project. — Brigham Young Univ. Sci. Bull., Biol. Ser. 20: 1—89.

Hill, J. E. & J. D. Smith (1984): Bats, a natural history. — British Mus. (Nat. Hist.), London.

HIMAT-Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras (1987): Anuario Meteorológico 1982. — República de Colombia-Ministerio de Agricultura, Bogotá.

Humphrey, R. S. (1971): Photographic estimation of population size of the Mexican free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis*. — Amer. Midl. Nat. 86: 220—223.

Humphrey, R. S. (1975): Nursery roost and community diversity of Nearctic bats. — J. Mammal. 56: 220—223.

Jones, C. (1967): Growth, development, and wing loading in the evening bat, *Nycticeius humeralis* (Rafinesque). — J. Mammal. 48: 1—19.

Kleiman, D. G. & T. M. Davis (1979): Ontogeny and maternal care. — In: Baker, R. J., J. K. Jones, Jr. & D. C. Carter (eds.): Biology of the bats of the New World family Phyllostomatidae, Part III. — Special Publ. Texas Tech. Univ. 16: 387—402.

Kunz, T. H. (1973): Resource utilization: temporal and spatial components of bat activity in central Iowa. — J. Mammal. 54: 14—32.

McCracken, G. F. (1984): Social dispersion and genetic variation in two species of emballonurid bats. — Z. Tierpsychol. 66: 55—69.

McCracken, G. F. (1987): Genetic structure of bat social groups. — In: Fenton, M. B., P. Racey & J. M. V. Rayner (eds.): Recent advances in the study of bats, 281—298. — Cambridge Univ. Press.

McNab, B. K. (1974): The behavior of temperate bats in a subtropical environment. — Ecology 55: 943—958.

McWilliam, A. N. (1987): The reproductive and social biology of *Coleura afra* in a seasonal environment. — In: Fenton, M. B., P. Racey & J. M. V. Rayner (eds.): Recent advances in the study of bats, 324—350. — Cambridge Univ. Press.

Morrison, D. W. (1979): Apparent male defense of tree hollows in the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. — J. Mammal. 60: 11—15.

Nellis, D. W. & C. P. Ehle (1977): Observations on the behavior of *Brachyphylla cavernarum* (Chiroptera) in Virgin Islands. — Mammalia 41: 403—409.

O'Farrell, M. J. & E. H. Studier (1973): Reproduction, growth and development in *Myotis thysanodes* and *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). — Ecology 54: 18—30.

Sanborn, C. C. (1937): American bats of the subfamily Emballonurinae. — Field Mus. Nat. Hist., zool. ser. 20: 321—354.

Schmidt, U. & U. Manske (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*). — Z. Säugetierk. 38: 14—33.

Villa-R., B. (1966): Los murciélagos de México. — Inst. Biol., Univ. Nac. Aut. México.

Wilson, D. E. (1971): Ecology of *Myotis nigricans* (Mammalia: Chiroptera) on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. — J. Zool., Lond. 163: 1—13.

Wimsatt, W. A. (1969): Transient behavior, nocturnal activity patterns, and feeding efficiency of vampire bats (*Desmodus rotundus*) under natural conditions. — J. Mammal. 50: 233—244.

Young, A. M. (1967): Foraging of vampire bats (*Desmodus rotundus*) in Atlantic wet lowland Costa Rica. — Rev. Biol. Trop. 18: 73—88.

Michael S. Alberico, Departamento de Biología, Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia, South America.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 237—239	Bonn, November 1991

Description of a new broad-nosed bat from Colombia

Michael S. Alberico & Eduardo Velasco

Two biological species are represented among specimens from western Colombia traditionally assigned to *Vampyrops dorsalis* Thomas [now *Platyrrhinus*[1] *dorsalis* (Thomas)], with a previously undescribed species inhabiting the lowlands between the Western Cordillera of the Andes and the Pacific coast. A description of the new taxon was accepted (verbally) for publication in 1989 and biogeographical evidence was presented in the same year at the International Symposium on Vertebrate Biogeography and Systematics in the Tropics (Alberico 1990). Since that time paratypes of the new bat were distributed among several European and American museums. As unfortunate circumstances have caused an incalculable delay of the original publication, and as two nomina nuda have already been produced, we decided to definitely name the new taxon in this preliminary note. For a complete description we refer to Alberico & Velasco (in press).

---

[1] This genus has been known as *Vampyrops* since 1865, when Peters named it as a subgenus of *Artibeus* Leach. Recently, Gardner & Ferrell (1990) argued in favor of the validity of *Platyrrhinus* Saussure, adding evidence to the statements of Hall (1981) that this name is not preoccupied by *Platyrhinus* Schellenberg (a beetle). While this evidence is interesting, we find it to be not sufficiently convincing to oblige a change in current nomenclature. In the interest of stability we would prefer to accept *Vampyrops*; but are forced to side with these authors, although on different grounds. Apparently, Peters found *Platyrrhinus* to be untenable for including three markedly different species and not merely because of his mistaken opinion about it being an emendation of *Platyrhinus*. He did not propose *Vampyrops* as a replacement name for *Platyrrhinus* as affirmed by Ferrell & Wilson (1991). Instead, he proceeded to name genera for each of the three forms included by Saussure: *Vampyrops* in 1865, for *Phyllostoma lineatum* Geoffroy; *Histiops* in 1869, for *Phyllostoma undatus* Gervais; and *Peltorhinus* in 1876, for *Phyllostoma jamaicensis* Gervais. Thomas (1900) accepted Peters' conclusions and designated *Phyllostoma lineatum* Geoffroy as the type species of *Vampyrops* Peters. His action did not necessarily fix it also as the type species of *Platyrrhinus*, as stated by Ferrell & Wilson (1991) and considered obvious by Gardner & Ferrell (1990). This was not done until Hall & Kelson (1959) designated it as such. This choice was unfortunate, because choosing either of the other two species included by Saussure in his description of *Platyrrhinus* would have made this generic name unavailable for the group of bats considered distinct by Peters (1865), and would have avoided an unnecessary change in usage, nearly universal since that time. Because of Hall & Kelson's designation, we are now obliged to accept *Vampyrops* as a synonym of *Platyrrhinus* and not the converse as utilized by Corbet & Hill (1991).

For the new species we propose the name

Platyrrhinus chocoensis, Alberico & Velasco sp. n.

Vampyrops chocoensis Ziegler, 1989: 319 (nomen nudum).
Vampyrops chocoensis Alberico & Velasco in Alberico, 1990: 348 (nomen nudum).

Holotype: Adult male (testes 6 mm), Universidad del Valle, Cali, UV 3817, skin and skull, collected 16 April 1984 by M. S. Alberico, field number MSA 1316.

Type locality: Quebrada El Platinero, 12 km W Istmina (by road), 5 °00' N, 76 °45' W, 100 m, Departamento del Chocó, Colombia.

Paratypes: 29 skins and skulls from the same region, some of which have been deposited in the museums of Berlin (ZMB 84830), Bonn (ZFMK 89.250), Chicago (2 paratypes), Paris (MNHN 1989-1), and Stuttgart (SMNS 41706).

Diagnosis: Medium in size (all measurements in mm) for the genus (forearm 46.7 to 51.4; greatest skull length 25.7 to 28.8). Dorsal coloration dull, dark brown with an indistinct off-color white mid-dorsal stripe extending from interscapular region or nape to rump; four facial stripes, medial pair light brown and well defined, lateral pair indistinct; venter somewhat lighter than dorsum, with grayish hairs extending onto adjacent wing membranes near forearm to a point more than half the distance from elbow to wrist; basal half of dorsal surface of forearm well furred and hairs of same dull brown as on back; distal half of forearm with scattered hairs; conspicuous short brown hairs extending from first metacarpal to base of second; free border of narrow interfemoral membrane with distinct fringe of short pale-brown hairs, longer (2 mm) and denser medially, shorter (0.5 mm) and less dense near calcar. Dry wing membranes, ears, noseleaf, and feet dark brown. Skull with zygomata flaring slightly posteriorly; borders of interorbital region nearly parallel when seen from above, without prominent constriction; rostrum widening anteriorly from orbits, frontal step resulting in a slightly dished facial profile; medial upper incisors relatively short and broad (length/width of anterior face of the enamelled occlusal surface <1.75); second lower molar usually lacking small accessory cuspule between protoconid and metaconid; third upper molar small (<1.2 mm in labiolingual width).

Comparisons: *Platyrrhinus chocoensis* is easily distinguished from the much smaller and lighter-colored *P. helleri* (Peters) and from both *P. vittatus* (Peters) and an undescribed member of the *P. infuscus* (Peters) species group, which are larger, darker, and with a much more distinct white dorsal stripe in western Colombia. Based on size alone, *P. chocoensis* cannot be distinguished from *P. dorsalis* (Thomas). This new species can, however, be reliably separated from *P. dorsalis* by some marked differences in dental characters: medial upper incisor relatively broad and short (*P. dorsalis*, length/width of anterior face of enamelled occlusive surface >1.75); M_2 usually lacking anterior accessory cuspule between protoconid and metaconid; M^3 smaller (*P. dorsalis*, usually >1.2 mm wide, 35 of 41 specimens, but as small as 0.9 mm in anomalous conditions, such as when M^3 is stunted as a result of eruption beneath the posterior border of the M^2 crown). *P. chocoensis* also tends to be duller in dorsal coloration and with a less distinct dorsal stripe than *P. dorsalis*, which is a richer and slightly darker brown and has a conspicuous white stripe.

References

Alberico, M. (1990): Systematics and distribution of the genus *Vampyrops* (Chiroptera: Phyllostomidae) in northwestern South America. — pp. 345—354 in: Peters, G. &. R. Hutterer, eds., Vertebrates in the tropics. Museum Alexander Koenig, Bonn.

Alberico, M. & E. Velasco-A. (in press): A new species of *Vampyrops* from the Pacific lowlands of Colombia. — Trianea 5.

Corbet, G. B. & J. E. Hill (1991): A world list of mammalian species. Third edition. — Oxford Univ. Press, New York.

Ferrell, C. S. & D. E. Wilson (1991): *Platyrrhinus helleri.* — Mammalian Species 373: 1—5.

Gardner, A. L. & C. S. Ferrell (1990): Comments on the nomenclature of some Neotropical bats (Mammalia: Chiroptera). — Proc. Biol. Soc. Wash. 103: 501—508.

Hall, E. R. (1981): The mammals of North America. Second edition. Vol. 1. — John Wiley & Sons, New York.

Hall, E. R. & K. R. Kelson (1959): The mammals of North America. Vol. 1. — The Ronald Press Company, New York.

Peters, W. (1865): Über Flederthiere (*Vespertilio soricinus* Pallas, *Choeronycteris* Lichtenst., *Rhinophylla pumilio* nov. gen., *Artibeus fallax* nov. sp., *A. concolor* nov. sp., *Dermanura quadrivittatum* nov. sp., *Nycteris grandis* n. sp.). — Monatsber. Königl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin 1865: 351—359.

Thomas, O. (1900): Descriptions of new Neotropical mammals. — Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, vol. 5: 269—274.

Ziegler, B. (1989): Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart 1989. — Jh. Ges. Naturkde. Württemberg 145: 315—339.

Michael Alberico, Departamento de Biología, Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 241—251	Bonn, November 1991

Variation and evolution of the Sicilian shrew: Taxonomic conclusions and description of a possibly related species from the Pleistocene of Morocco (Mammalia: Soricidae)

Rainer Hutterer

Abstract. A synthesis is given on the temporal and geographical size variation of the shrew *Crocidula sicula* Miller, 1901. It is shown that Pleistocene populations from Sicily and Malta, previously regarded as a separate taxon, have evolved to the present-day populations of Sicily, the Egadi Islands, and Gozo. Due to sea level changes, probably all these islands were temporarily connected by landbridges during the Pleistocene. Subsequent geographical isolation led to the evolution of at least three morphologically distinct extant populations, two of which are named as new. In addition, a possibly related new species from the Pleistocene of Morocco is described.

Key words. Mammalia, Soricidae, *Crocidura*, Sicily, Malta, Egadi Is., Morocco, size variation, evolution, taxonomy.

Introduction

The shrews of the Mediterranean Islands have been subject of contradictory taxonomic opinions for many years. This is especially true for Sicily, the Egadi Islands, and Malta (Fig. 1). It is the merit of Vogel (1988) to have shown that the *Crocidura* species of Sicily has a particular karyotype and represents an endemic species. More recently, the same karyotype was found in shrews of Gozo, which led Vogel et al. (1989) to the conclusion that all extant populations of Sicily, Gozo, and the Egadi Islands probably form one biological species, for which the name *Crocidura sicula* Miller, 1901 is available. However, Vogel et al. (1989) and Sarà et al. (1990) found considerable morphological variation within the species. Furthermore, extinct populations of Malta and Sicily, described by Malec & Storch (1970), Storch (1970) and Kotsakis (1986), could not yet be correctly classified. This paper gives a synthesis of variation and taxonomy of all these populations, based on fossil and recent material, and an idea of their possible evolution. The contents were presented verbally at the "XIIIème Colloque International de Mammalogie" at Banyuls-sur-Mer (France), 13—15 October 1989, and a summary was included in the proceeding of that congress (Hutterer 1990).

Material and Methods

The material studied consists of shrews preserved in alcohol, study skins and skulls, owl pellet material, and fossil remains, representing ca. 3105 fossil and 86 extant specimens. 7 principal samples were studied: 1) Malta, Ghar Dalam Cave, Last Interglacial; Storch (1974) dated this level as Early Pleistocene but Zammit Maempel (1989) as Middle Pleistocene; 2) idem, Last Glacial; 3) idem, Neolithic period (see Malec & Storch 1970, and Storch 1970, for details on the excavation); 4) Gozo, Recent (see Vogel et al. 1989); 5) Sicily, Spinagallo, Last Glacial (data

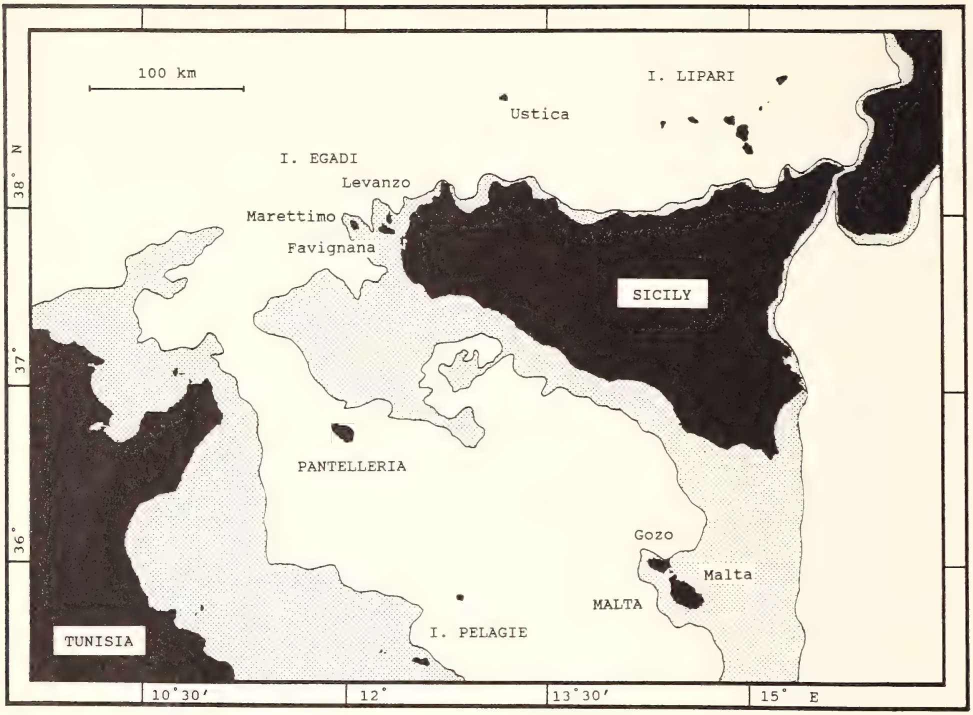


Fig. 1: Map of Sicily and surrounding archipelagos. The stippled area shows the extension of land to a depth of less than 200 meters below present sea surface.

taken from Kotsakis 1986); 6) Sicily, Recent (see Hagen 1954; Klemmer & Krampitz 1954; Vogel 1988); 7) Egadi Islands, Recent (see Krapp 1970). External measurements were taken from specimen tags; all other measurements were taken by the author with an electronic caliper and a binocular measuring system. Drawings were made with a camera lucida. Voucher specimens are deposited in the following collections: Institut de zoologie et d'écologie animale, Lausanne (IZEA), Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Kraków (PAS), Senckenberg-Museum, Frankfurt (SMF), Centre de Paleontologie, Université Claude Bernard, Lyon (UCBL), Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK), Museo Civico di Storia Naturale, Verona (MCV), private collection of J. Niethammer, Bonn (CNB), private collection of P. J. Schembri, Malta (CSM), Ghar Dalam Cave and Museum, Malta (GDCM).

Results

Characters of extinct and extant populations

All extant populations of *C. sicula* are characterized by a sharply bicoloured body and tail. The rostrum of the skull is flat and slender, and the infra-orbital bridge is narrow. The most characteristic tooth is P^4: its parastyle is massive and angular like a brick, and the dorsal edge of the cingulum is undulated, not straight (Vogel et al. 1989). The same characters are found in fossil specimens from Malta (Fig. 2). In principle, the form of the parastyle is similar in Pleistocene and Present populations,

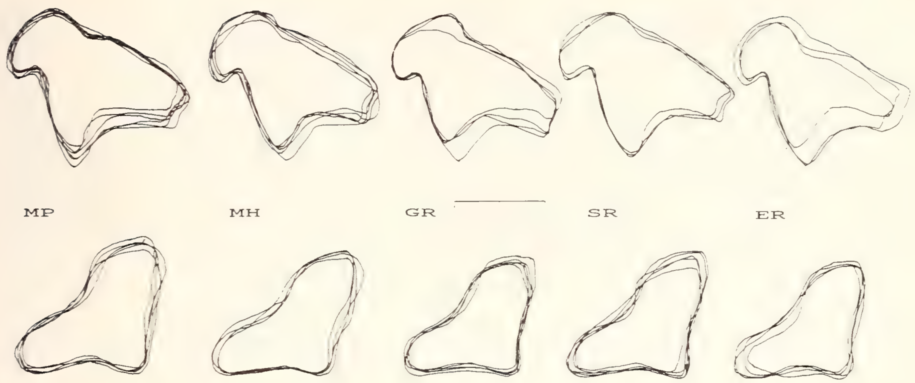


Fig. 2: Superimposed outlines of the external view of the fourth upper premolar (upper row) and the posterior view of the condylar process of the mandible (below) for samples of *Crocidura sicula* from (MP) Malta, Pleistocene, (MH) Malta, Holocene, (GR) Gozo, Recent, (SR) Sicily, Recent, and (ER) Egadi Islands, Recent. Scale is 1 mm.

however, the angular from is more constant in the extant shrews of Sicily, Egadi, and Gozo. The same applies to the condylar process of the mandible. Its shape is rather characteristic in shrews (see Hutterer 1987; Molina & Hutterer 1989); in *Crocidura sicula* it is relatively short and stout and differences between the examined populations only concern the size (Fig. 2). Other characters checked but not shown here do not indicate any fundamental difference between them, either.

The problem of the long legs

Kotsakis (1986) described remains of *Crocidura* from Upper Pleistocene (Würmian) sediments of Spinagallo, Sicily, as a new species, *Crocidura esui* (now *C. esuae*, corrected by Hutterer 1990, according to the rules of the ICZN), and he and Esu et al. (1988) also referred fossils from the Ghar Dalam Cave, Malta, to the new species. Its diagnostic character is a very long tibia, which led the author to the speculation that the species was adapted to aquatic habits. However, in a review of anatomical adaptations of shrews (Hutterer 1985) it was shown that semiaquatic species are only known in the subfamily Soricinae, not Crocidurinae. Moreover, a comparison of tibia length and skull size (Tab. 1) demonstrates that within the 7 populations both variables decreased from the Pleistocene to Present. The longer legs of the Pleistocene shrews were associated with larger body size. As there is no other character which would separate *C. esuae* from Holocene populations of *C. sicula*, I prefer to include it into the latter species.

Size changes from the Pleistocene to Present

A comparison of several cranial and skeletal measurements of the 7 populations shows a remarkable variation in size; fig. 3 gives an example. In general, the Pleistocene samples are the largest, and the Recent ones the smallest. There is always overlap between a least two samples. Maximum reduction in size is 25 %. This trend

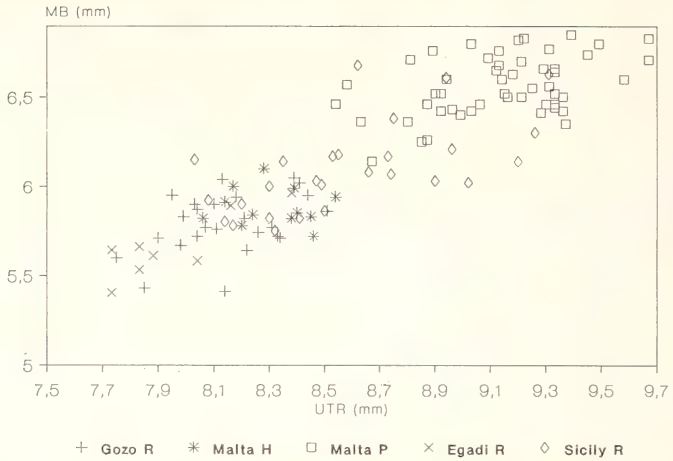


Fig. 3: A scatter diagram of upper toothrow length (UTR) versus maxillary breadth (MB) for five populations of *Crocidura sicula.* R = Recent, H = Holocene, P = Pleistocene.

Table 1: Length of tibia (TL) and maxillary breadth (MB) in living and extinct populations of *Crocidura sicula* (sensu lato).

Locality / Period	TL ± sd	n	MB ± sd	n
Malta, Ghar Dalam / Early Pleistocene	16.3± 0.6	200	6.6±0.2	51
Sicily, Spinagallo / Upper Pleistocene [Kotsakis 1986]	[15.1−17.6]	17	[6.0−6.2]	3
Malta, Ghar Dalam / Upper Pleistocene	14.9	1	—	
Sicily / Recent	13.5± 0.5	20	6.1±0.2	24
Malta, Ghar Dalam / Neolithic	12.5± 0.8	5	5.9±0.1	12
Gozo / Recent	12.3	2	5.8±0.1	27
Egadi Is. / Recent	12.3	1	5.7±0.2	8

Table 2: Length and width of the upper third molar in living and extinct populations of *Crocidura sicula.*

Locality / Period	M^3-Length	M^3-Width	n
Malta, Ghar Dalam / Early Pleistocene	0.66±0.06	1.30±0.05	10
Sicily, Spinagallo / Upper Pleistocene [Kotsakis 1986]	—	[1.35]	2
Sicily / Recent	0.60±0.04	1.27±0.08	13
Malta, Ghar Dalam / Neolithic	0.56±0.04	1.22±0.03	6
Gozo / Recent	0.56±0.00	1.25±0.05	7
Egadi / Recent	0.52±0.03	1.11±0.05	8

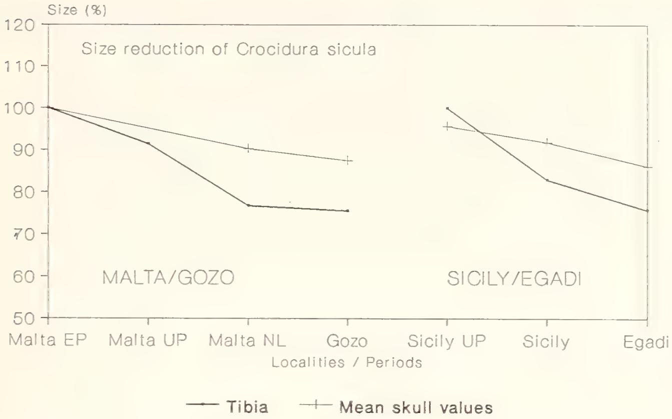


Fig. 4: Size reduction of *Crocidura sicula* from the Pleistocene to Present. Mean values for tibia length and for five skull measurements expressed as percentages of the Pleistocene population of Ghar-Dalam Cave, Malta. EP = Early Pleistocene, UP = Upper Pleistocene, NL = Neolithic, other samples from extant populations.

also counts for the tooth size, for example of M^3 (Tab. 2). A detailed comparison (Tab. 3) also shows that the extant populations differ considerably in their dimensions, Sicly being largest, and Gozo and Egadi smallest. It is also interesting that the size reduction is more pronounced for the tibia length than for the skull size (Fig. 4).

Discussion

No substantial character differences could be found between Pleistocene shrews of Malta and Sicily, previously referred to *C. esuae*, and between Holocene and Recent populations of *C. sicula*. Moreover, it was found that the tibia length varies with body size. Therefore I see no reason to distinguish different species in this group. This conclusion is also supported by the low genetical distances reported by Maddalena & Vogel (1990). However, a temporal size reduction of 25 % has never been documented for a shrew and seems quite unusual. Fig. 4 also shows that the extremities suffered more size reduction than the skull, which seems logical, as there appears to be a limit for the reduction of the brain and dentition. However, it remains unknown whether a part of the tibia-lengthening was due to adaptive processes. An answer to this question would require a detailed knowledge of the landscape of Malta and Sicily during the Pleistocene. Today, large parts of these islands are covered by rocky country, a condition which would favour adaptations for climbing, including lengthening of the limbs.

The conformity of the Pleistocene populations of Malta and Sicily and the diversity of the extant island populations is easily explained by looking at the geological setting of the area (Fig. 1). According to Donn et al. (1962) and other authors,

Table 3: Some cranial measurements of living and extinct populations of *Crocidura sicula* (see also table 1).

Measurement	Malta Pleist.	Malta Holoc.	Gozo Recent	Sicily Recent	Egadi I. Recent
Condyloincisive l.	—	—	18.35±0.4 (7)	19.41±0.6 (17)	18.07±0.4 (7)
Greatest width	—	—	8.46±0.2 (7)	8.93±0.3 (14)	8.45±0.2 (7)
Postglenoid w.	6.63 (2)	6.17±0.0 (3)	5.90±0.1 (10)	6.30±0.2 (20)	5.81±0.2 (7)
Interorb. w.	4.53±0.1 (10)	4.03±0.1 (11)	3.81±0.1 (11)	4.01±0.2 (22)	3.83±0.1 (7)
Upper toothrow l.	9.14±0.3 (51)	8.31±0.1 (12)	8.16±0.2 (28)	8.61±0.3 (23)	7.95±0.2 (8)
Lower toothrow l.	8.18±0.5 (3)	—	7.69±0.1 (8)	7.95±0.3 (24)	7.43±0.2 (8)
Coronoid process height	4.96±0.1 (25)	4.47±0.2 (6)	4.36±0.1 (8)	4.65±0.2 (24)	4.27±0.1 (8)

Table 4: Weight (g) and external measurements (mm) of extant populations of *Crocidura sicula*. Range, mean and sample size given.

	Sicily	Egadi Islands	Gozo
Weight	6.4—10.5	4.5—8.0	4.2—9
	8.5 (10)	5.8 (7)	6.9 (5)
Head and body length	62—77	60.5—69.5	55—70
	70.0 (23)	63.7 (8)	58.8 (9)
Tail length	28—45	32—35.5	30—36
	36.7 (23)	33.6 (7)	31.7 (8)
Hindfoot length	11—13.5	11—11.7	11—12
	12.4 (23)	11.3 (6)	11.5 (9)
Ear length	6—10.5	7.5—9	6.5—8
	7.6 (15)	7.9 (5)	7.3 (5)

worldwide submarine terraces have been observed at a depth range of 142—154 meters; these terraces are older than 30.000 years B. P. During the Middle Pleistocene, the sea level was even 160—180 m lower than it is at present (Heaney 1986). In other words, Sicily, Malta, and the Egadi Islands formed one island during the Pleistocene (but there must have been also a landbridge to the mainland of Italy; see Caloi et al. 1988, Thake 1985, and Malatesta 1957). With rising sea levels at the end of the Pleistocene the sub-islands were separated and the shrews living on them underwent separate evolutionary processes. Separate evolutionary ways are also indicated by the highly derived condition of the third upper molar in the Egadi Island shrews (Tab. 2), in contrast to the more primitive condition in the other populations.

Taxonomic conclusions

Following the preceding results and discussion, I propose a new taxonomic arrangement for the Sicialian shrew.

Crocidura sicula esuae Kotsakis, 1986

Crocidura esui Kotsakis, 1986: 51 (Spinagallo, Sicily).

Emendation: Kotsakis (1986: 2) named the taxon after Dr. Daniela Esu; according to articles 31 (a) and 32 (d) of the ICZN (1985), the name must be corrected to *esuae* (Hutterer 1990: 215).

Diagnosis: Large shrews with the characters of *C. sicula* and a very long tibia (Tab. 2).

Distribution and material: Pleistocene of Spinagallo, Sicily, Italy (Kotsakis 1986; Esu et al. 1986; Bonfiglio & Kotsakis 1987; Caloi et al. 1988) and Ghar Dalam Cave, Malta (ca. 3080 SMF; 3 GDCM; 10 ZFMK).

Crocidura sicula sicula Miller, 1901

Crocidura sicula Miller, 1901: 41 (Palermo, Sicily).
Crocidura caudata Miller, 1901: 42 (Palermo, Sicily).

Diagnosis (modified from Vogel et al. 1989): A medium-sized shrew in the size range of *C. suaveolens* and *C. russula*, in general sharply bicoloured with a whitish undersurface but sometimes washed with grey, whitish fore- and hindfeet, and a bicoloured tail. Rostrum of skull rather flat and slender but bimaxillary region broad as in *C. russula*. Infra-orbital bridge narrow. Tips of the second and third upper unicuspid teeth usually in one line with the tip of the parastyle of the P^4; parastyle massive and angular like a brick (Fig. 2), dorsal edge of the cingulum of P^4 undulated, not straight; third upper molar narrow. Largest of the extant subspecies.

Distribution and material: Sicily, Italy (22 CNB; 3 IZEA; 14 SMF; 3 ZFMK). Specimens found in owl pellets from Ustica are probably not autochthonous but may have been brought by owls from Sicily (Sarà et al. 1990).

Crocidura sicula aegatensis n. subsp.

Holotype: ZFMK 89.392, skin and skull of adult male, collected 23 March 1969 by F. Krapp, field number 35/69; Egadi Islands, Marettimo, Casa Sarraceno. — Paratypes: 7 further specimens, listed in detail by Krapp (1970), from Levanzo (1 ZFMK) and Favignana (5 ZFMK; 1 MCV).

Diagnosis: A considerably small subspecies of *C. sicula*; weight and body size smaller, tail and hindfoot shorter (Tab. 4); all cranial distances smaller (Tab. 3); fourth upper molar extremely reduced (Tab. 2).

Distribution: Egadi Islands, Italy (see Krapp 1970, for details).

Etymology: Named for the "Aegates Insulae", as the Romans called these islands.

Crocidura sicula calypso n. subsp.

Holotype: ZFMK 89.418, adult male, preserved in alcohol, skull extracted, collected 22 October 1986 by S. Schembri and D. M. Johnson; Gozo (Malta), Is-Saqwi, Xlendi Valley. — Paratypes: 34, all from Gozo (Is-Saqwi, San Blas Valley, Xaghra, Munxar), collected 1981—1989 by M. Borg, D. M. Johnson, P. J. Schembri, S. Schembri, J. Sultana and P. Vogel (2 CSM; 18 CNB; 9 IZEA; 20 ZFMK).

Diagnosis: Distinctly smaller than the nominal subspecies, slightly larger than *aegatensis* (Tabs 2—4). Third upper molar not as much reduced as in *aegatensis* (Tab. 2). The most colourful extant subspecies; hands, feet, belly and undersurface of tail always whitish (figured in Vogel et al. 1989, 1990).

Distribution and further material: Gozo (Malta); recently extinct populations of Malta Island (12 SMF) may also be referred to this taxon.

Etymology: Named for the beautiful nymph Calypso, who, according to Greek mythology, lived in a cave near Ramla Bay on Gozo. The subspecific epithet is a noun in apposition.

A possibly related species from the Pleistocene of North Africa

It is now clear that the Pleistocene shrew of the Sicilian-Maltese archipelago evolved to the present-day forms. However, the origin of the Pleistocene shrew itself is not known. Vogel (1988) proposed a relationship between *C. sicula* and the Canarian endemic *C. canariensis* (Hutterer et al. 1987), an assumption which was supported by Maddalena (1990), and Maddalena & Vogel (1990). However, Michaux et al. (1991) recently found fossils of *C. canariensis* in an Upper Pleistocene deposit of Fuerteventura, showing that the Canary shrew formed a separate lineage since at least 30.000 years. Hutterer (1987) and Molina & Hutterer (1989) found morphological similarities between *C. canariensis* and the North African *C. whitakeri* and *C. tarfayaensis.* It is likely that all four species form one clade.

An extinct, yet undescribed species may be added to this tentative clade. It is characterized by an extremely enlarged parastyle at P^4, which one may interpret as the exaggerated condition of the brick-like parastyle found in *C. sicula.* I therefore hypothesize that the new fossil may represent an ancestor of some of the species of the *C. sicula* group. A brief diagnosis of the new taxon is given below to announce its former existence, however, a more comprehensive description will be given later in a paper on fossil shrews of Morocco.

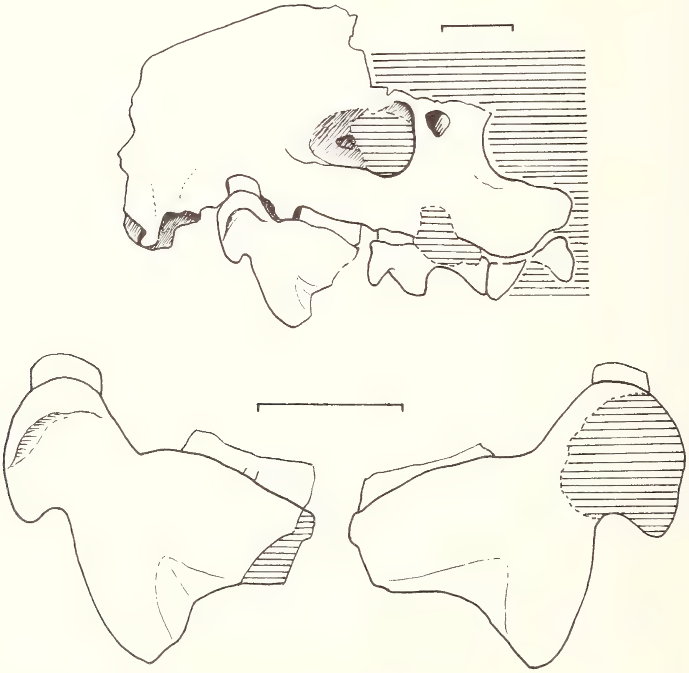


Fig. 5: *Crocidura maghrebiana* n. sp., holotype SMF 86/156, frontal part of skull and left and right P^4 in labial view. Scales represent 1 mm; hatched areas indicate missing parts (left P^4) or parts covered by sediment.

Crocidura maghrebiana n. sp. (Fig. 5)

Crocidura cf. *viaria*: Rzebik-Kowalska 1988: 75—80.

Holotype: SMF 86/156, partial skull with P^4—M^3 preserved, "Carrière Thomas (kleine Spalte), Höhle", Middle Pleistocene of Morocco; leg. J.-L. Franzen & G. Storch 1973; other specimens referable to the new taxon are deposited in SMF, PAS and UCBL.

Measurements of holotype: Maxillary breadth 6,99; maximum length of upper P^4 in labial view 1,98; maximum heigth 1,83 mm.

Diagnosis: Large *Crocidura* with a characteristic upper P^4 in which the parastyle constitutes about one third of the entire tooth surface in labial view and is set apart from the body of the tooth by a distinct constriction (Fig. 5). Additional descriptions, figures and measurements are given by Rzebik-Kowalska (1988).

Distribution: Extinct; known from two Mid-Pleistocene sites in Morocco: Irhoud Derbala Virage (Rzebik-Kowalska 1988, PAS; also UVBL), and Carrière Thomas, near Casablanca (SMF).

Etymology: The species epithet is derived from the Maghreb region.

Discussion: The new fossil species is best characterized by the anvil-like shape of the parastyle of P^4; in this character is resembles most *C. sicula* ("brick-like", fig. 2), *C. whitakeri*, *C. tarfayaensis*, and *C. canariensis* (Molina & Hutterer 1989: figs 6, 7, 9). *C. maghrebiana* n. sp. is larger than all these species (comparative measurements of MB in Hutterer 1987, and Molina & Hutterer 1989) but smaller than the African *C. viaria* to which Rzebik-Kowalska (1988) assigned some of the fossils under study. On morphological, biochemical (Maddalena & Vogel 1990, Hutterer et al., in press), and paleogeographical grounds I hypothesize that *sicula*, *canariensis*, *tarfayaensis*, *whitakeri* and *maghrebiana* n. sp. are members of the same monophyletic group. Fig. 6 presents a tentative framework of their distributions. Their actual distributions are still poorly known, and only recently Egypt has been included into the range of *C. whitakeri* (Hutterer, in press). The newly described *C. cossyrensis* Contoli, 1989, from Pantelleri (Contoli 1990, Contoli et al. 1989) is not considered here as it seems to be related to *C. russula* (Sarà et al. 1990) and is still insufficiently known. Also *C.*

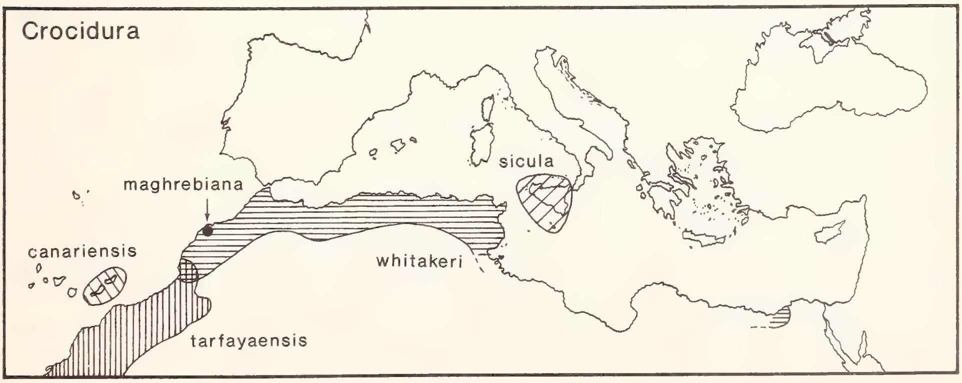


Fig. 6: Map of the Mediterranean Region with approximate limits of the distributions of the species of the *C. sicula* group indicated.

aleksandrisi Vesmanis, 1977, from Cyrenaica, Libya, is not mapped because I regard it as an isolated species with yet unknown affinities.

Zusammenfassung

Die Variation der Sizilienspitzmaus *Crocidura sicula* in Zeit und Raum wurde untersucht und die Ergebnisse in einer Synthese zusammengefaßt. Pleistozäne Populationen von Sizilien und Malta, die bisher als eigene Art betrachtet werden, müssen als Vorfahren der heutigen Populationen Siziliens, der Ägadischen Inseln und von Gozo (Malta) angesehen werden. Während des Pleistozäns waren alle diese Inseln als Folge von Meeresspiegelschwankungen zeitweise durch Landbrücken verbunden. Darauf folgende geographische Isolation führte zur Evolution von mindestens drei morphologisch unterscheidbaren Rezentpopulationen, von denen zwei neu benannt werden. Darüberhinaus wird eine neue Art aus dem Pleistozän von Marokko beschrieben, die möglicherweise eine Ausgangsform für die rezenten Arten der "*Crocidura sicula* Gruppe" gewesen ist.

Acknowledgements

This review would not have been possible without the generous support of M. Borg, D. M. Johnson (Malta), F. Krapp (Bonn), P. Mein (Lyon), J. Niethammer (Bonn), B. Rzebik-Kowalska (Krakow), P. J. Schembri, S. Schembri (Malta), G. Storch (Frankfurt), P. Vogel (Lausanne), who all placed their material at my disposal. The technical assistance of J. Adrian (Museum Bonn) is gratefully acknowledged. Helpful suggestions on previous drafts were made by H. von Issendorff, F. Krapp, P. J. Schembri and G. Storch.

References

Bonfiglio, L. & T. Kotsakis (1987): Les associations de vertébrés du Pléistocène de Sicile. Les peuplements successifs. — Doc. et Trav. IGAL, no. 11: 263—266.

Caloi, L., T. Kotsakis & M. R. Palombo (1988): La fauna a vertebrati terrestri des Pleistocene delle isole del Mediterraneo. — Bull. Ecol. 19: 131—151; Geol. Rom. 25 (1986): 235—256.

Contoli, L. (1990): Further data about *Crocidura cossyrensis* Contoli, 1989, with respect to other species of the genus in the Mediterranean. — Hystrix (n. s.) 2: 53—58.

Contoli, L., B. Benincasa-Stagni & A. R. Marenzi (1989): Morfometria e morfologia di *Crocidura* Wagler 1832 (Mammalia, Soricidae) in Italia, Sardegna e Sicilia, con il metodo dei descrittori di Fourier: primi dati. — Hystrix (n. s.) 1: 113—129.

Donn, W. L., W. L. Farrand & M. Ewing (1962): Pleistocene ice volumes and sea level lowering. — J. Geol. 70: 206—214.

Esu, D., T. Kotsakis & E. Burgio (1986): I vertebrati e i molluschi continentali pleistocenici di Poggio Schinaldo (Palermo, Sicilia). — Boll. soc. Geol. Ital. (Roma) 105: 233—241.

Hagen, B. (1954): Zur Kleinsäugerfauna Siziliens. — Bonn. zool. Beitr. 5: 1—15.

Heaney, L. R. (1986): Biogeography of mammals in SE Asia: estimates of rates of colonization, extinction and speciation. — Biol. J. Linn. Soc. 28: 127—165.

Hutterer, R. (1985): Anatomical adaptions of shrews. — Mammal Rev. 15: 43—55.

Hutterer, R. (1987): The species of *Crocidura* (Soricidae) in Morocco. — Mammalia 50: 521—534.

Hutterer, R. (1990): Temporal and geographical variation of shrews of the Sicilian-Maltese archipelago since the Pleistocene. — Vie Milieu 40: 213—217.

Hutterer, R. (in press): Shrew of Ancient Egypt: biogeographical interpretation of a new species. — Spec. Publ. Carnegie Mus. Nat. Hist.

Hutterer, R., L. F. López-Jurado & P. Vogel (1987): The shrews of the eastern Canary Islands: a new species (Mammalia: Soricidae). — J. nat. Hist. 21: 1347—1357.

Hutterer, R., T. Maddalena & O. M. Molina (in press): Origin and evolution of the endemic Canary Island shrews. — Biol. J. Linn. Soc.

Klemmer, K. & H. E. Krampitz (1954): Zur Kenntnis der Kleinsäugerfauna Siziliens. — Senckenbergiana biol. 35: 128—135.

Kotsakis, T. (1986): *Crocidura esui* n. sp. (Soricidae, Insectivora) du Pléistocène de Spinagallo (Sicile orientale, Italie). — Geologica Rom. 23 (1984): 51—64.

Krapp, F. (1969): Terristrische Kleinsäugetiere von den ägadischen Inseln (Mammalia: Insectivora, Rodentia) (Provinz Trapani, Sizilien). — Mem. Mus. civ. St. nat., Verona 17: 331—347.

Maddalena, T. (1990):Systematics and biogeography of Afrotropical and Palaearctic shrews of the genus *Crocidura* (Insectivora: Soricidae): an electrophoretic approach. — In Peters, G. & R. Hutterer (eds.), Vertebrates in the tropics: 297—308. Museum Alexander Koenig, Bonn.

Maddalena, T. & P. Vogel (1990): Relations génétiques entre Crocidures méditerranéennes: les cas des musaraignes de Gozo (Malte). — Vie Milieu 40: 119—123.

Malatesta, A. (1957): Terreni, faune e industrie quaternari dell'Arcipelagico delle Egadi. — Quarternaria (Roma) 4: 165—190.

Malec, F. & G. Storch (1970): Zur Kenntnis der jungpleistozänen Wühlmaus *Pitymys melitensis* (Mammalia, Rodentia). — Z. Säugetierk. 35: 75—80.

Michaux, J., R. Hutterer & N. López-Martínez (1991): New fossil faunas from Fuerteventura, Canary Islands: Evidence for a Pleistocene age of endemic rodents and shrews. — C. R. Acad. Sci. Paris, 312, II: 801—806.

Miller, G. S. (1901): Five new shrews from Europe. — Proc. biol. Soc. Wash. 14: 41—45.

Molina, O. M. & R. Hutterer (1989): A cryptic new species of *Crocidura* from Gran Canaria and Tenerife, Canary Islands (Mammalia: Soricidae). — Bonn. zool. Beitr. 40: 85—97.

Rzebik-Kowalska, B. (1988): Soricidae (Mammalia, Insectivora) from the Plio-Pleistocene and Middle Quarternary of Morocco and Algeria. — Folia Quarternaria 57: 51—90.

Sarà, M., M. Lo Valvo & L. Zanca (1990): Insular variation in central Mediterranean *Crocidura* Wagler, 1832 (Mammalia, Soricidae). — Boll. Zool. 57: 283—293.

Storch, G. (1970): Holozäne Kleinsäugerfunde aus der Ghar Dalam-Höhle, Malta (Mammalia: Insectivora, Chiroptera, Rodentia). — Senckenbergiana biol. 51: 135—145.

Storch, G. (1974): Quartäre Fledermaus-Faunen von der Insel Malta. — Senckenbergiana lethaea 55: 407—434.

Thake, M. A. (1985): The biogeography of the Maltese islands, illustrated by the Clausiliidae. — J. Biogeography 12: 269—287.

Vogel, P. (1988): Taxonomical and biogeographical problems in Mediterranean shrews of the genus *Crocidura* (Mammalia, Insectivora) with reference to a new karyotype from Sicily (Italy). — Bull. soc. vaud. Sci. nat. 79: 39—48.

Vogel, P., R. Hutterer & M. Sarà (1989): The correct name, species diagnosis, and distribution of the Sicilian shrew. — Bonn. zool. Beitr. 40: 243—248.

Vogel, P., P. J. Schembri, M. Borg & J. Sultana (1990): The shrew (*Crocidura* sp.) of Gozo, a probable survivor of the Pleistocene fauna of Mediterranean Islands. — Z. Säugetierk. 55: 357—359.

Zammit Maempel, G. (1989): Ghar Dalam cave and deposits. — 74 pp., Dr. G. Zammit Maempel, Malta.

Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 162, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 253—260	Bonn, November 1991

Chromosome evolution in the genus *Acomys*: Chromosome banding analysis of *Acomys* cf. *dimidiatus* (Rodentia, Muridae)

V. T. Volobouev, M. Tranier & B. Dutrillaux

Abstract. Chromosome analysis (R- and C-bands) of *Acomys* cf. *dimidiatus*, from Saudi Arabia (2n = 38, N. F. = 70) and comparison of its banding patterns with those of *A. airensis*, from Niger, studied previously (2n = 42, N. F. = 68) revealed that in these species all chromosomal arms except three have similar banding patterns. At the same time there are no identical pairs of biarmed chromosomes among 16 of *A.* cf. *dimidiatus* and 13 pairs of *A. airensis* due to different combinations of fusions of acrocentric into metacentric chromosomes. This means that both lineages of *Acomys* were issued from a common ancestor which had a karyotype composed of acrocentrics only, and that their subsequent evolution was independent. The data predict the existence of other chromosome races and sibling species in the *cahirinus-dimidiatus* group and points out the importance of chromosome banding analyses especially among the forms with a high number of biarmed chromosomes.

Key words. Rodentia, Muridae, *Acomys*, chromosome evolution.

Introduction

Chromosome studies of the genus *Acomys* have revealed a fairly large variation of diploid numbers, from 36 to 66, with relatively low variation of the Nombre Fondamental (N. F.), from 66 to 76 (Table 1). This was previously interpreted as an indication of the predominance of the fusion-fission events in the chromosome evolution of *Acomys* species (Zahavi & Wahrman 1956; Matthey 1963; Wahrman & Goitein 1972). Moreover, these authors performed meiotic studies of hybrids obtained between Israel, Cyprus and Crete forms and assumed that metacentric chromosomes had been produced by different combinations of acrocentrics.

If the contribution of Robertsonian translocations in chromosomal evolution of *Acomys* species seems indisputable, nothing is known about neither the eventuality of other types of autosomal rearrangements which led to the N. F. variation, nor about the evolution of sex chromosomes, nor about the direction of chromosome evolution. Up to now, only *Acomys airensis* was studied with the use of chromosome banding techniques (Viegas-Péquignot et al. 1983).

Herein we present the data on chromosome banding analysis of a specimen of the *cahirinus-dimidiatus* group, and its comparison with *A. airensis*. We shall provisionally call it *Acomys* cf. *dimidiatus*. There is a double incertitude for doing this. Firstly, *Acomys dimidiatus* (Cretzschmar, 1826) described from Sinai must correspond to the form with 2n = 36, the karyotype of which was studied by Wahrman & Goitein (1972). Secondly, *Acomys cahirinus* (Desmarest, 1819) was described from Cairo but to our knowledge its karyotype has remained unknown. Wahrman & Zahavi (1953) published a karyotype with 2n = 38 from animals called *A. cahirinus*

Table 1: Karyotype data on the species of the genus *Acomys**.

No. Species	2n	NF	X	Y	References
1. *A. percivali* Dollmann, 1911	36	68	A	A	Matthey, 1968
2. *A. cahirinus* (Race I)	36	68	A	A	De-Hondt et al., 1977
3. *A. minous* Bate, 1903, (Race I)	38	66	A	A	Matthey, 1963
4. *A. seurati* Heim de Balsac, 1937	38	68	A	A	Matthey & Baccar, 1967
5. *A. nesiotes* Bate, 1903	38	68	A	A	Zahavi & Wahrman, 1956
6. *A. cahirinus* Desmarest, 1819 (Race II)	38	72	A	A	Wahrman & Zahavi, 1953; Matthey, 1954, 1963
7. *A. dimidiatus* (= *cahirinus*?)	38	70	A	A	Al-Saleh, 1988
8. *A.* sp.**	38	70	A	A	Present study
9. *A. minous* Bate, 1903 (Race II)	40	68	A	A	Matthey, 1963
10 *A. chudeaui* Kollman, 1911	40	69	SM	A	Benazzou, 1983
11. *A. airensis* Thomas & Hinton, 1921**	42	68	A	A	Tranier, 1975; Viegas-Péquignot et al., 1983
12. *A. ignitus* Dollman, 1910	50	66−70	A? SM?		Matthey, 1956
13. *A. spinosissimus* Peters, 1852	60	72	SM	SM	Dippenaar & Rautenbach, 1986
14. *A. selousi* De Winton, 1897	60	70−72	M	A	Matthey, 1965 a
	58−62	68−75	M	A	
15. *A. wilsoni* Thomas, 1892	60	76	A?		Matthey, 1968
16. *A. subspinosus* Waterhouse, 1838	64	72	M	A	Matthey, 1965 b; Dippen-
	64	74	M	SM	aar & Rautenbach, 1986
17. *A. russatus* Wagner, 1840	66	>66; >68	?	?	Wahrman & Zahavi, 1953

* From Dippenaar & Rautenbach (1986) modified and expanded.

** Chromosome banding data present.

because of morphological resemblance between specimens from Israel and those from Egypt and by their geographical proximity. These authors estimated that *A. dimidiatus* is a subspecies of *A. cahirinus*. Like Ellerman (1941), they noted the impossibility to rely on morphology for differenciation of the forms of the *cahirinus-dimidiatus* group. Besides, Thomas (1923) described another species belonging to the group, *A. homericus* from Aden.

Material and methods

The specimen studied, a female, came from the vicinity of Taif, Saudi Arabia, from a rocky place at an altitude of 1500 m. The chromosome analysis was performed on preparations obtained from fibroblast culture established after tail biopsy. Explants and a portion of the cells of studied specimens are routinely kept in liquid nitrogen in the cell and tissue collection of the Structure et Mutagenèse Chromosomiques Laboratory. Mitotic chromosomes have been studied with RGH R-banding and CBG C-banding (see ISCN 1985) after, respectively, Carpentier et al. (1972) and Sumner (1972). The replication banding (RBG) has been studied following the method of Viegas-Péquignot & Dutrillaux (1978). At least 10 metaphase and 10 prometaphase plates have been analysed.

Results and discussion

The specimen of our study came from a locality which is between those of *A. cahirinus* and *A. dimidiatus*, and *A. homericus*. The specimens from the Near East which are in our possession all are very close one to another and are extremely polymorph in their fur, skulls and teeth (Figs 1 & 2). The skull comparison is poorly

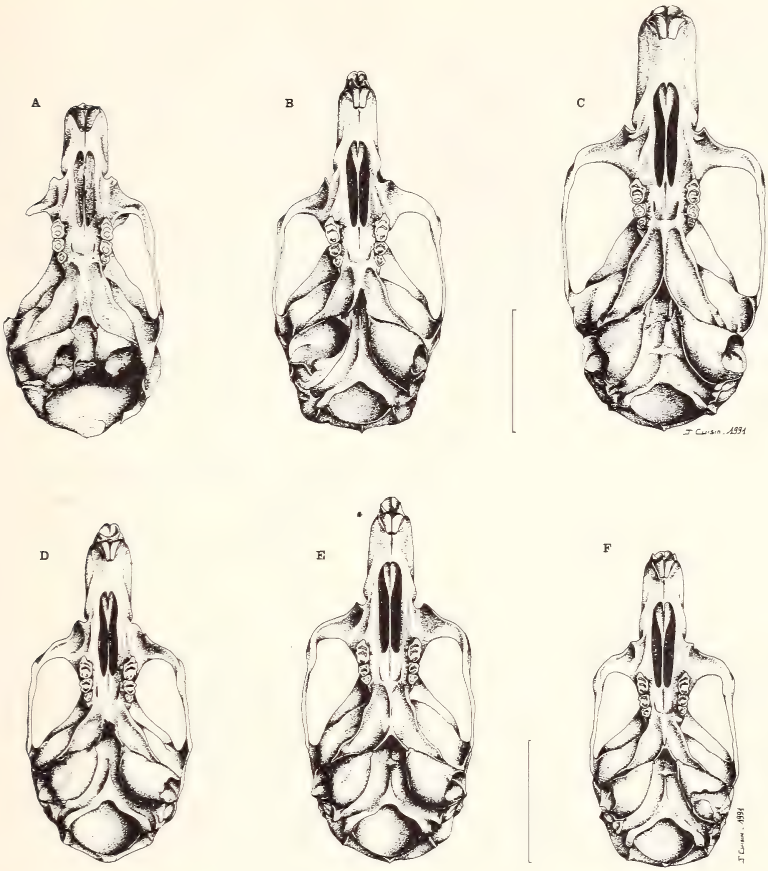


Fig. 1: Skulls of *Acomys*, scale 10 mm. UP: A. *A. cahirinus* paratype; B. *A.* cf. *dimidiatus* Israel; C. *A.* cf. *dimidiatus* Israel breed; DOWN: D. *A.* cf. *dimidiatus* Taif, Arabia; E. *A. airensis* Agadès, Niger; F. *A. airensis* Agadès breed.

informative (Fig. 1) and the teeth comparison is also very difficult although in this case the differences between *A.* cf. *dimidiatus*, *A. cahirinus* and *A. airensis* are more significant.

The six specimens chosen to illustrate this discussion are far from representing the variability of each geographic form. All measurements widely overlap and morphological traits look inconstant; all these imprecisions are characteristic of the genus *Acomys*.

The paratype of *Acomys cahirinus* is different from specimens of *Acomys* cf. *cahirinus* from Israel. In particular, outline of tubercle T7 on M2 of paratype is well noticeable but may be the result of individual variation. The form from the north of Israel characterized by $2n = 38$ and represented here by 2 individuals with extreme skull dimensions is larger than the *A. cahirinus* paratype and moreover the molars

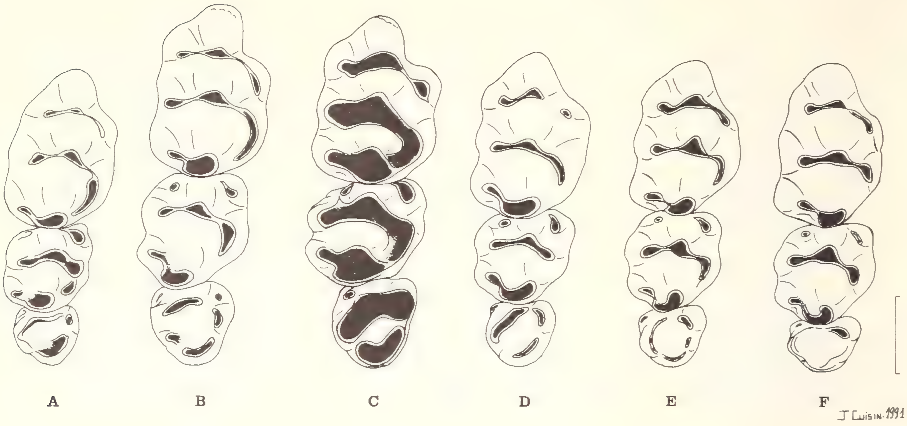


Fig. 2: Right upper molar row (M1) of *Acomys*, scale 10 mm. A. *A. cahirinus* paratype; B. *A.* cf. *dimidiatus* Israel; C. *A.* cf. *dimidiatus* Israel breed; D. *A.* cf. *dimidiatus* Taif, Arabia; E. *A. airensis* Agadès, Niger; F. *A. airensis* Agadès breed.

are clearly different (dimensions and prelobe, Fig. 2). *Acomys* from Taif whose karyotype is presented here draws nearer to the form from Israel. Finally, *A. airensis* is very different from Asian *Acomys* studied and presented here: the molars are small and narrow, and the outline of the prelobe is less angled (Fig. 2).

The karyotype of *Acomys* cf. *dimidiatus* comprises 38 chromosomes with 16 pairs of meta- and submetacentric, 2 pairs of acrocentric and two acrocentric X chromosomes (Fig. 3). The N. F. is equal to 70. C-banding exhibits small blocks of heterochromatin on about half of chromosomes, including X chromosomes, which display heteromorphism (Fig. 4).

Among the species of the genus *Acomys* karyologically studied previously, only one specimen of *Acomys airensis* was studied with banding techniques (Viegas-Péquignot et al. 1983). This species had a diploid number 2n = 42 and N. F. = 68. Comparative analysis of the banding pattern in these two species reveals homology between all but three chromosome arms or acrocentric chromosomes (Table 2). As can be reconstructed from Table 2 data, all acrocentric chromosomes in the 2 species were fused in different combinations so that there are no identical biarmed chromosomes in their karyotypes. Thus, the difference of the karyotypes is due not only to different numbers of Robertsonian translocations but above all to different combinations of fusions. It was mentioned above that 3 chromosome arms in *A.* cf. *dimidiatus*, namely 11q, 14p and 15q, have no homologous chromosomes in *A. airensis*. The nature of the rearrangements differentiating these chromosomes could not be identified. It is very likely that a centromere shift followed by a Robertsonian translocation has occurred in the chromosome evolution of the lineage leading to *A. airensis*. This would explain the difference between chromosomes 16 in *A.* cf. *dimidiatus*, biarmed, and 7 in *A. airensis*, acrocentric. Indeed this results in a change of the N. F.

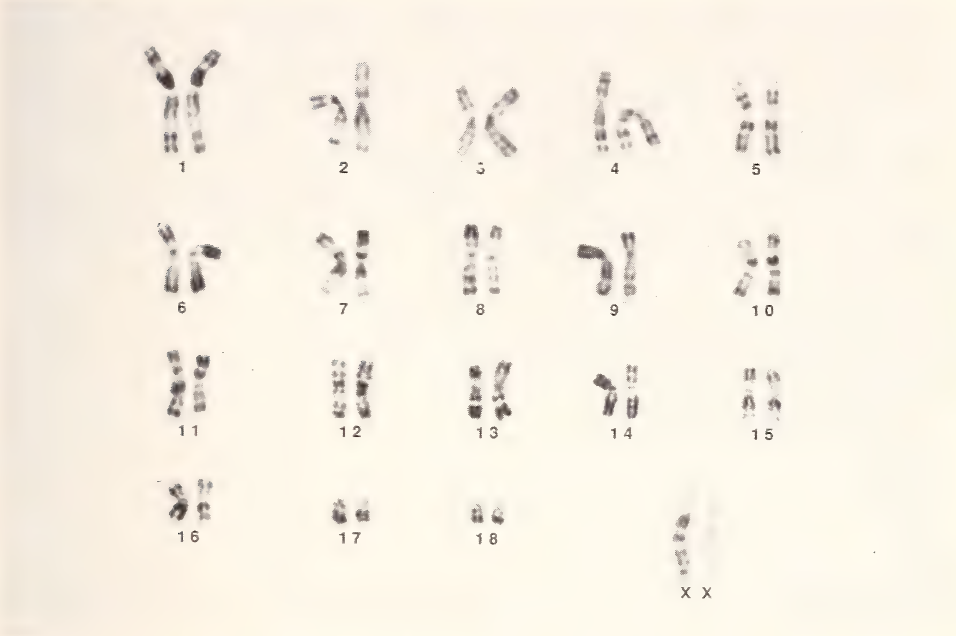

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
X X

Fig. 3: R-banded karyotype (RBG) of *A.* cf. *dimidiatus.* The X chromosome on the right is replicating late.

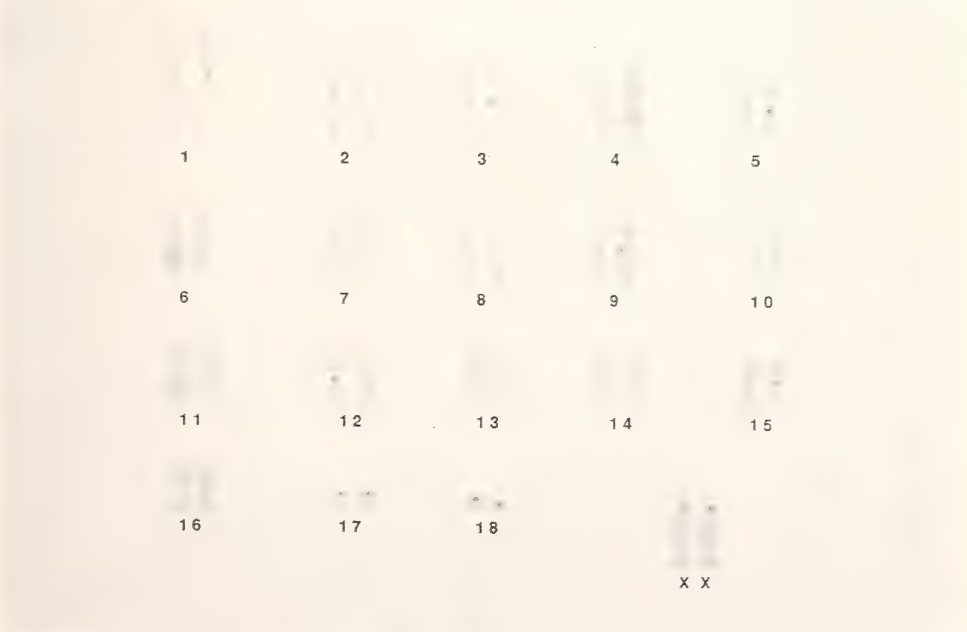

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
X X

Fig. 4: C-banded karyotype of *A.* cf. *dimidiatus.*

The comparative analysis undoubtedly indicates a common origin of the 2 species from an ancestor characterized by a karyotype composed of acrocentrics only, with the possible exception of the chromosome corresponding to No. 16 in *A.* cf. *dimidiatus* which might be either acrocentric or metacentric. This ancestral population was separated and gave rise to at least two lineages (African and Arabian) with independent subsequent Robertsonian evolutions.

Living exclusively among rocks, *Acomys* has a patchy distribution, with many populations isolated on cliffs and rocky hills. *Acomys* being neither a good runner,

Table 2: Corresponding chromosomes and chromosome arms of *Acomys* sp. and *A. airensis.*

Acomys sp. Taif (2n = 38, NF = 70)	*Acomys airensis** (2n = 42, NF = 68)
1p	6q
1q	1q
2p	5p
2q	2p
3p	7p
3q	15
4p	10p
4q	2q
5p	16
5q	14
6p	12q
6q	10q
7p	8q
7q	3q
8p	11q
8q	3p
9p	11p
9q	9q
10p	4p
10q	9p
11p	12p
11q	?
12p	18
12q	8p
13p	6p
13q	13q
14p	?
14q	17
15p	13p
15q	?
16pq	7q**
17	19
18	20
X	X
Y	?

* Data from Viegas-Péquignot et al., 1983.

** Centromeric shift followed by Robertsonian translocation (see text for explanation).

nor a climber, nor a digger, its possibilities of colonization are slow and restricted. In *Acomys* there is a strong founding effect, which leads to a great micropopulational variation (Nevo 1985).

Taking into account the peculiarities of *Acomys* population biology and its large geographical distribution (South West Asia and almost all Africa) on one side, the early (from karyotypic point of view) separation of Arabian and African lineages on the other side, it is likely that there are multiple chromosomal races or/and sibling species over *Acomys* distributional range, which would be karyotypically intermediate between *A.* cf. *dimidiatus* and *A. airensis*. Their detection may exclusively be done by chromosome banding analysis.

Other examples of the formation of chromosome races by involvement in Robertsonian translocations of different acrocentrics from a same initial chromosome pool are well known. For example, in the house mice, *Mus musculus*, about 50 different karyotypic forms were described with the limits of interpopulational variation of chromosome numbers from 22 to 40 (for reference see Winking et al. 1988). In the common shrew, *Sorex araneus*, no less than 20 chromosome races were detected using chromosome banding analysis (for references see Searle 1988). In both cases no morphological differences were noticed between chromosomal races. The same is true for the sibling species *S. araneus* and *S. coronatus*, which are distinguishable by subtle morphological characters and a few biochemical characters (Neet & Hausser 1989). The difficulty to find morphological distinctions among *Acomys* species, especially in the *cahirinus-dimidiatus* group, was noted by Ellerman (1941) who nevertheless listed 38 species in the genus. The more recent revisions of the genus propose the existence of 7 (Honacki et al. 1982), 9 (Corbet & Hill 1987), or at least 10 species (Petter 1983). These incertainties in the evaluation of the composition of the genus *Acomys* might be resolved at least partially by chromosome banding analyses.

Acknowledgements

We are particularly grateful to Jacques Cuisin who prepared the illustration of skulls and teeth.

References

Al-Saleh, A. A. (1988): Cytological studies of certain desert mammals of Saudi Arabia. 6. First report on chromosome number and karyotype of *Acomys dimidiatus*. — Genetica 76: 3—5.

Benazzou, T. (1983): Le caryotype d'*Acomys chudeaui* capturé dans la région de Tata (Maroc). — Mammalia 47: 588.

Carpentier, S., B. Dutrillaux & J. Lejeune (1972): Effets du milieu ionique sur la dénaturation thermique ménagée des chromosomes humains. — Ann. Génét. 15: 203—205.

Corbet, G. B. & J. E. Hill (1987): A world list of mammalian species. — London: Br. Mus. (Nat. Hist.), vii + 254 pp.

De-Hondt, H. A., M. M. Hussein, S. A. Yonnis & S. H. Al-Eshmawy (1977): Sex chromosomes polymorphism in Egyptian rodents. — Egypt. J. Genet. Cytol. 6: 199—206.

Dippenaar, N. J. & I. L. Rautenbach (1986): Morphometrics and karyology of the Southern African species of the genus *Acomys* I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1838 (Rodentia: Muridae). — Ann. Transvaal Mus. 34: 129—183.

Ellerman, J. R. (1941): The families and genera of living rodents, Vol. 2. Family Muridae. — Trustees of the British Museum (Natural History) London, 690 pp.

Honacki, J. H., K. E. Kinman & J. W. Koeppl (eds) (1982): Mammal species of the world. — Allen Press, Inc., and The Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas, 694 pp.

ISCN (1985): An international system for human cytogenetic nomenclature (Hardnen D. G., Klinger H. P. & Karger S. eds). — Basel, Switzerland: ISCN; 1985, 117 pp.

Matthey, R. (1954): Nouvelles recherches sur les chromosomes des Muridae. — Caryologia 6: 1—44.

Matthey, R. (1956): La formule chromosomique de quelques Murinae (Muridae — Rodentia — Mammalia). — Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. 31: 294—306.

Matthey, R. (1963): Polymorphisme chromosomique intraspécifique et intra-individuel chez *Acomys minous* Bate (Mammalia Rodentia — Muridae). — Chromosoma 14: 468—497.

Matthey, R. (1965 a): Le problème de la détermination du sexe chez *Acomys selousi* de Winton — Cytogénétique du genre *Acomys* (Rodentia-Murinae). — Revue suisse Zool. 72: 119—144.

Matthey, R. (1965 b): Etudes de cytogénétique sur des Murinae Africains appartenant aux genres *Arvicanthis*, *Praomys*, *Acomys* et *Mastomys* (Rodentia). — Mammalia 29: 228—249.

Matthey, R. (1968): Cytogénétique et taxonomie du genre *Acomys. A. percivali* Dollmann et *A. wilsoni* Thomas, espèces d'Abyssinie. — Mammalia 32: 621—627.

Matthey, R. & H. Baccar (1967): La formule chromosomique d'*Acomys seurati* H. de B. et la cytogénétique des *Acomys* paléarctiques. — Revue suisse Zool. 74: 546—547.

Neet, C. R. & J. Hausser (1989): Chromosomal rearrangements, speciation and reproductive isolations; The example of two karyotypic species of the genus *Sorex*. — J. evol. Biol. 2: 373—378.

Nevo, E. (1985): Genetic differentiation and speciation in spiny mice, *Acomys*. — Acta zool. fenn. 170: 131—136.

Petter, F. (1983): Eléments d'une révision des *Acomys* africains. Un sous-genre nouveau, *Peracomys* Petter et Roche, 1981 (Rongeurs, Muridés). — Annls Mus. r. Afr. cent. Sci. Zool. 237: 109—119.

Searle, J. B. (1988): Karyotypic variation and evolution in the common shrew, *Sorex araneus*. — Kew chromosome conference III ed. by Brandham P. E. London 1988, 349 pp.

Sumner, A. T. (1972): A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. — Exper. Cell Res. 75: 304—306.

Tranier, M. (1975): Etude préliminaire de l'*Acomys* de l'Aïr (Rongeurs, Muridés). — Mammalia 39: 704—705.

Viegas-Péquignot, E. & B. Dutrillaux (1978): Une méthode simple pour obtenir des prophases et des prométaphases. — Ann. Génét. 21: 122—125.

Viegas-Péquignot, E., B. Dutrillaux, M. Prod'homme & F. Petter (1983): Chromosome phylogeny of Muridae: a study of 10 genera. — Cytogenet. Cell Genet. 35: 269—278.

Wahrman, J. & R. Goitein (1972): Hybridization in nature between two chromosome forms of spiny mice. — Chromosome Today 3: 228—237.

Wahrman, J. & A. Zahavi (1953): Intra-generic differences in chromosome numbers of spinymice (Rodentia: Murinae). — Bull. Res. Coun. Israel 3: 265.

Winking, H., B. Dulic & D. Bulfied (1988): Robertsonian karyotype variation in the European house mouse, *Mus musculus*. Survey of present knowledge and new observations. — Z. Säugetierk. 53: 148—161.

Zahavi, A. & J. Wahrman (1956): Chromosome races in the genus *Acomys* (Rodentia: Murinae). — Bull. Res. Coun. Israel 5: 316.

Vitaly T. Volobouev and Bernard Dutrillaux, Structure et Mutagénèse Chromosomiques, Institut Curie, Section de Biologie, 26, rue d'Ulm, 75231 Paris Cédex 05, France; Michel Tranier, Muséum National d'Histoire Naturelle, 55, rue Buffon, 75005 Paris, France. Request reprints from: Dr. Vitaly Volobouev.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 261—269	Bonn, November 1991

Zur genetischen und morphologischen Variabilität der Gattung *Apodemus* (Muridae) im Westen der Iberischen Halbinsel

Cristina Fernandes, Horst Engels, Augusto Abade & Maurício Coutinho

Abstract. Specimens from different populations of the murid genus *Apodemus* from the northwestern part of the Iberian Peninsula were investigated enzymatically and morphologically with respect to species composition and variability. The presence of *Apodemus flavicollis* in the Serra de Ancares was verified enzymatically and with the aid of exterior morphological characters, but morphological separation in skull and tooth measurements was incomplete. Possibilities of introgression between *A. sylvaticus* and *A. flavicollis* are discussed.

Key words. *Apodemus*, genetic variability, morphology, introgression.

Einführung

Mit Lebend- und Klappfallen gefangene Kleinsäuger der Gattung *Apodemus* von der westlichen Iberischen Halbinsel wurden von uns mit Hilfe morphologischer und biochemischer Methoden auf ihre Artenzusammensetzung hin untersucht. Da uns die erhaltenen Resultate bezüglich der enzymatischen und morphologischen Variabilität von *Apodemus sylvaticus* aufschlußreich erscheinen und die in den Aufsammlungen enthaltenen *Apodemus flavicollis* wegen ihrer auf der Iberischen Halbinsel begrenzten Verbreitung (Pyrenäen und Kantabrische Gebirgskette) und ihrer relativen Seltenheit wertvoll sind, möchten wir sie hier mitteilen.

Material und Methoden

Die *Apodemus*-Exemplare stammten von folgenden Fundorten (Abb. 1): (1) Tres Bispos (Serra de Ancares, 1500 m NN), *A. sylvaticus* (N = 23); (2) Villa Piestra (Serra de Ancares, 900 m NN), *A. sylvaticus* (N = 14) + *A. flavicollis* (N = 2); (3) Fondo da Costa (Serra de Ancares, 700 m NN), *A. sylvaticus* (N = 42) + *A. flavicollis* (N = 1); (4) Serra de Nogueira (Bragança), *A. sylvaticus* (N = 23); (5) Castro Laboreiro, *A. sylvaticus* (N = 25) + Soajo (Gerês), *A. sylvaticus* (N = 19); (6) Conímbriga (Coimbra), *A. sylvaticus* (N= 17); (7) Porto Covo (Sines), *A. sylvaticus* (N = 11). Die beiden Fundorte Villa Piestra und Fondo de Costa, die *Apodemus flavicollis* aufwiesen, befanden sich auf einer Höhenstufe zwischen 700 m NN und 900 m NN, mit Bestand an *Castanea sativa.*

Untersuchte Enzyme

Mit Hilfe von 2-Phasen-Acrylamidgelen wurden Gewebeproben von Leber, Niere und Herz der lebend oder in Klappfallen gefangenen *Apodemus* auf Indophenol-Oxidase (IPO), nicht-spezifische Esterasen (EST) und Albumine (ALB) hin untersucht. Puffer und Färbungen wurden nach Engel et al. (1973) und Gemmeke (1980) gewählt.

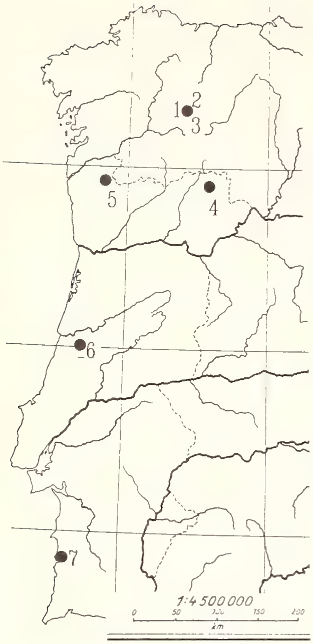


Abb. 1: Fundorte der *Apodemus*-Exemplare. 1 — Tres Bispos (Serra de Ancares); 2 — Villa Piestra (Serra de Ancares); 3 — Fondo da Costa (Serra de Ancares); 4 — Serra da Nogueira (Bragança); 5 — Castro Laboreiro und Soajo (Gerês); 6 — Conimbriga (Coimbra); 7 — Porto Covo (Sines).

Morphologische Untersuchung

Die *Apodemus* wurden in 15 Schädelmaßen und 4 Körpermaßen untersucht. Folgende Maße wurden aufgenommen: Condylobasallänge (CCB); Diastemalänge (DIA); Länge der Foramina incisivi (FORI); Länge der oberen Molarenreihe, an den Kronen gemessen (CM^S); Länge der unteren Molarenreihe, an den Kronen gemessen (CM_I); Nasallänge (NAS); Palatallänge (CP); Mandibellänge 1, vom vorderen Rand des Dentale bis Apex des Proc. angularis (MD1); Mandibellänge 2, vom vorderen Rand des Dentale bis Apex des Proc. articularis (MD2); Länge des ersten oberen Molars, an der Krone gemessen (CM^1); Länge des ersten unteren Molars, an der Krone gemessen (CM_1); Interorbitalbreite (LIO); rostro-caudaler Durchmesser des ersten oberen Incisiven (LI^1); Palatalbreite (LP); Rostralbreite, in der Höhe des Foramen lacrimale (LR); Kopf-Rumpflänge (CC); Schwanzlänge (CR); Hinterfußlänge (CPP); Ohrlänge (CO).

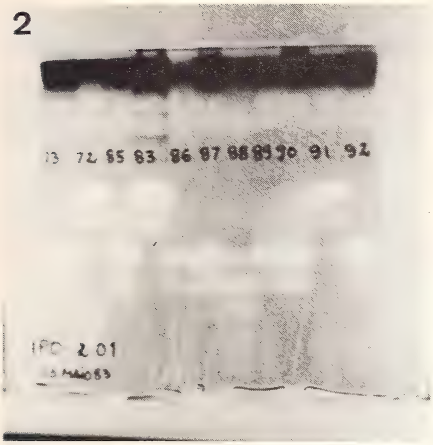
Aus der Schwanzlänge (CR) und der Kopf-Rumpflänge (CC) wurde die relative Schwanzlänge (CR/CC) berechnet.

Die zweiten und dritten oberen Molaren einiger *Apodemus*-Exemplare wurden mit Hilfe von Bezier-Polynomfunktionen (Engels 1986, 1990) auf ihre geometrische Ähnlichkeit hin überprüft. Die ermittelten Bezier-Koeffizienten dienten zur Erstellung eine Ähnlichkeitsdiagrammes, das mit Hilfe einer UPGMA-Clusteranalyse (Rohlf 1990) gewonnen wurde.

Außerdem wurden Geschlecht, Gewicht, Hodenlänge, Laktationszustand, Form des Kehlflecks, Durchmesser der Schwanzwurzel sowie der Abnutzungsgrad der Molaren (modifiziert nach Saint-Girons 1973) registriert und die Exemplare nach dem Abnutzungsgrad der oberen Molaren folgenden Altersklassen (AG) zugeordnet:

(1) Jungtiere, Zähne nicht abgenutzt;
(2) Jungtiere, leichte Abnutzung am Molar 3;
(3) Subadulte, Abnutzung an Molaren 3 und 2;
(4) Adulte, mäßige Abnutzung an Molaren 3, 2 und 1;
(5) Adulte, Abnutzung bis auf Wurzeln an Molaren 3, 2 und 1.

2



3

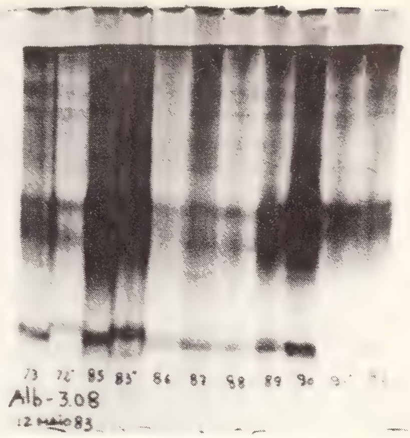


Abb. 2: Enzymogramme der Indophenoloxidase (IPO) von *Apodemus sylvaticus* (73, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 92) und *Apodemus flavicollis* (72, 83, 91).

Abb. 3: Proteinogramme mit Albumin von *Apodemus sylvaticus* (73, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 92) und *Apodemus flavicollis* (72, 83, 91).

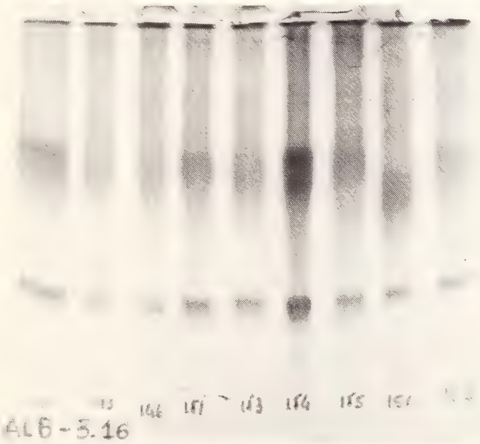


Abb. 4: Proteinogramme von *Apodemus sylvaticus* mit Auftreten von Prae- und Postalbumin bei den Exemplaren 141 und 143.

Ergebnisse

Das Vorhandensein von *Apodemus flavicollis* in den Stichproben von Villa Piestra und Fondo da Costa in der Serra de Ancares ist schon an äußerlichen Merkmalen der Tiere erkennbar: So besitzt eine der drei in den Stichproben enthaltenen Gelbhalsmäuse (ein ♂) ein durchgehendes gelbes Halsband und eine gut von der braunen Rücken- und Seitenfärbung abgesetzte, weißlich erscheinende Bauchfärbung des Felles, sowie eine deutlich verdickte Schwanzwurzel (∅ = 3,8 mm). Im Vergleich zu den

Tabelle 1: Einzel- und Mittelwerte in den Körper- und Schädelmaßen verschiedener Populationen von *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* (mit * gekennzeichnet) aus Nordspanien und Portugal. Abkürzungen und Numerierung der Populationen wie in Material und Methoden und Abb. 1.

Fund-ort	Alters-klasse	CCB	CM^S	MD1	MD2	LI^1	LIO	CM_I	LR	DIA	FORI	NAS	CM_1	N
3	2	21,70	3,48	11,52	12,70	1,02	4,25	3,64	2,94	6,10	5,27	8,23	1,71	1
4	2	20,42	3,34	11,51	12,51	1,14	4,24	3,46	3,02	6,03	5,28	8,52	1,75	4
6	2	19,30	3,29	11,35	12,38	0,94	4,08	3,78	3,01	5,70	4,97	8,00	1,86	2
2 + 3*	2	20,15	3,46	11,70	12,95	1,09	4,05	3,60	3,21	6,06	4,94	8,61	1,71	1
1	3	21,85	3,46	11,75	13,35	1,14	4,20	3,60	2,96	6,67	5,23	8,97	1,74	1
2	3	23,65	3,85	13,50	14,70	1,38		4,00			5,82	10,30	1,91	1
3	3	22,83	3,55	12,88	14,10	1,25	4,36	3,79	3,07	6,79	5,80	9,87	1,83	12
4	3	23,46	3,72	13,48	14,53		4,31	3,93	3,14	7,11	6,12	10,16	1,90	5—6
5	3	21,31	3,49	12,41	13,45	1,13	4,38	3,75	3,19	6,57	5,78	9,10	1,82	10—13
6	3	23,20	3,70	13,45	14,50	1,28	4,49	3,85	3,26	6,91	6,02	9,70	1,81	1
7	3	23,23	3,63	13,28	14,30	1,27	4,31	3,81	3,21	6,84	5,92	10,01	1,81	5
2 + 3*	3	23,68	3,80	13,78	15,13	1,31	4,49	4,00	4,02	7,15	5,78	10,18	1,91	2
2	4	24,10	3,70	13,52	14,95	1,38	4,44	3,82	3,24	7,09	6,08	10,54	1,82	1—2
3	4	23,50	3,70	13,44	14,70	1,40	4,30	3,90	3,19	7,11	6,12	10,26	1,87	10—11
4	4	23,77	3,77	13,72	14,82	1,37	4,32	3,95	3,25	7,17	6,11	10,30	1,88	9—10
5	4	23,21	3,71	13,18	14,28	1,31	4,39	3,86	3,32	6,99	6,14	10,22	1,81	7
6	4	24,20	3,76	13,66	14,76	1,43	4,40	3,91	3,28	7,21	6,34	10,52	1,91	4
7	4	24,84	3,76	14,30	15,39	1,43	4,48	3,98	3,30	7,48	6,46	10,88	1,86	4
1	5	23,45	3,75	13,34	14,50	1,38	4,38	3,86	3,10	7,18	5,94	10,48	1,82	4
3	5		3,60	13,20	14,05	1,38	4,15	3,70	3,11	7,03	5,82	9,82	1,78	1
5	5	23,80	3,84	13,53	14,59	1,36	4,30	3,93	3,19	7,38	6,32	10,62	1,82	11
6	5	24,01	3,90	13,84	14,84	1,46	4,33	4,02	3,22	7,31	6,20	10,62	1,87	10
7	5	25,42	4,03	14,60	15,55	1,43	4,30	4,05	3,28	6,42	6,42	11,16	1,82	2

sympatrischen *Apodemus sylvaticus* waren die Seiten besser abgesetzt und die Bauchfärbung weißer. Auch die Rückenfärbung erschien bei diesem Tier in einem satteren Braun als bei den *Apodemus sylvaticus.* Dagegen wurden die beiden restlichen Gelbhalsmäuse (ein Jungtier und ein ♀) erst auf Grund der Enzymuntersuchungen als solche identifiziert und ein Unterschied in der Fellfarbe nicht entdeckt.

Die *Apodemus flavicollis* aus der Serra de Ancares unterscheiden sich wie in Mitteleuropa in den Enzymen Indophenoloxidase (IPO) (Abb. 2), den unspezifischen Esterasen und den Albuminen von *Apodemus sylvaticus.*

Bemerkenswert ist das Auftreten von zwei Albuminbanden bei zwei *Apodemus sylvaticus* aus der Serra do Gerês (Abb. 4), die jedoch nicht notwendig als Hybridbanden einzustufen sind, da Postalbumine auch bei Waldmäusen aus Mitteleuropa und Porto Covo beobachtet wurden (Gemmeke 1980).

Die Anwesenheit von *Apodemus flavicollis* in den Stichproben der Serra de Ancares läßt sich anhand schädelmorphologischer Kriterien erst nach Aufteilung der Tiere in verschiedene Altersstufen (anhand der Kriterien nach Saint-Girons (1973)) zeigen (Tab. 1). Als beste Trenngröße erweist sich die Rostralbreite (LR), was den Befunden von Niethammer (1969) insofern entspricht, als dieser eine gute Trennbarkeit der beiden Arten in Mitteleuropa in der „Breite der oberen Incisiven" nachgewiesen hat. Offensichtlich ist das Rostrum bei *Apodemus flavicollis* robuster als bei *Apodemus sylvaticus* angelegt. *Apodemus flavicollis* liegt bei vergleichbarem Alter (Stufen 2 und 3) in den Mittelwerten der Rostralbreite deutlich höher als *A. sylvaticus* (Tab. 1). Ein Vergleich der Einzelwerte zeigt jedoch auch hier, daß die Trennbarkeit nicht absolut ist (Abb. 5).

Auch die Gruppierung von Polynomkoeffizienten, die aus Kurvenanpassungen an die Kronenmuster der oberen Molaren 2 und 3 einiger ausgewählter *Apodemus*-Exemplare gewonnen wurden, erlaubte keine vollständige morphologische Trennung der beiden Arten (Abb. 6).

Abbildung 7, welche die überlagerten Durchschnittsformen der Kaumuster von

```
                       X (AG)  by  Y (LR) = ID(KLA)
      -+-------------------+-------------------+-------------------+-
    5+                                                              +
     |                                                              |
     |                     2                                        |
     |                                                              |
     |                     2                                        |
     |                                                              |
    4+                                                              +
     |                     1                   1                   1|
L    | 1                   1                   1                   1|
R    | 2                   1                   1                   1|
     | 1                   1                   1                   1|
    3+ 1                   1                                        +
     | 1                                                            |
     |                                                              |
     |                                                              |
    2+                     1                                        +
     |                                                              |
      -+-------------------+-------------------+-------------------+-
       2                   3                   4                   5
                              ALTERSSTUFEN
```

Abb. 5: Verteilung der *Apodemus sylvaticus* (1) und *Apodemus flavicollis* (2) bezgl. der Rostralbreite (LR) (Ordinate) und einer Alterseinteilung in 5 Stufen (Abszisse).

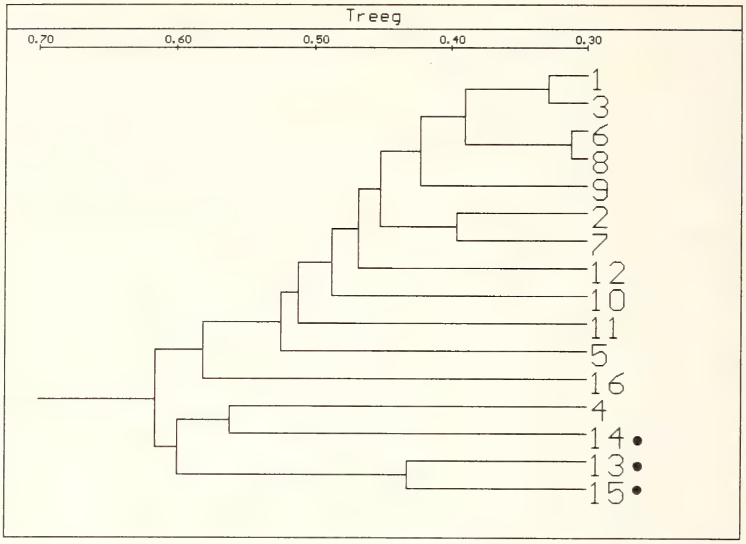


Abb. 6: Gruppierung von 16 *Apodemus*-Exemplaren anhand ihrer Kronenmuster von M² und M³ mit Hilfe einer UPGMA-Cluster-Analyse. Für die Clusteranalyse wurden 144 Variable (Polynomkoeffizienten) verwendet. Mit (*) sind die *Apodemus flavicollis* gekennzeichnet.

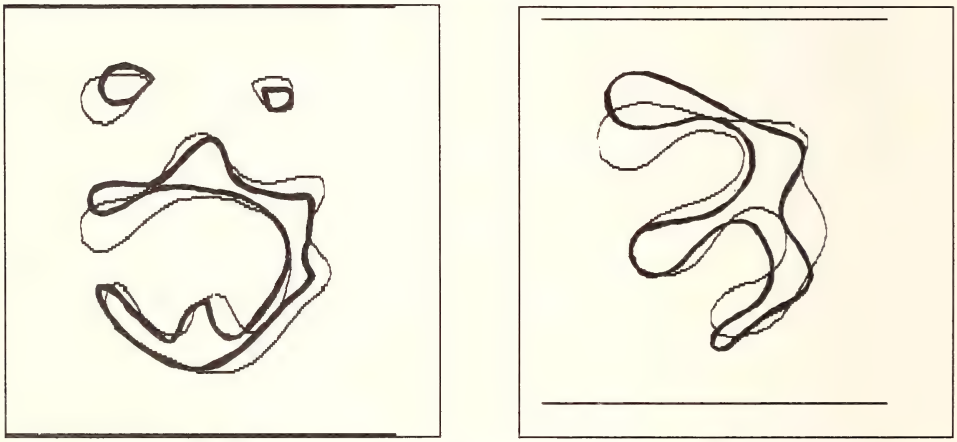


Abb. 7: Überlagerte Durchschnittsformen der Kaumuster von M² (links) und M³ (rechts) von 3 *Apodemus flavicollis* (dicker ausgezeichnet) aus der Serra de Ancares und 13 *Apodemus sylvaticus* von der westlichen Iberischen Halbinsel. Ermittelt anhand von Bezier-Polynomkurven 7. Grades.

M² und M³ bei *Apodemus flavicollis* und *A. sylvaticus* darstellt, mag jedoch einen Eindruck der gefundenen mittleren Unterschiede bei den beiden Arten vermitteln.

Vergleich der Unterarten *callipides* und *dichrurus* von *Apodemus sylvaticus*

Im Untersuchungsgebiet existieren zwei Unterarten von *Apodemus sylvaticus*: die im Nordwesten der Iberischen Halbinsel bis Sintra (Portugal) reichende ssp. *callipides* und die in Zentralspanien, Südportugal und Südspanien bis zum östlichen Pyrenäenrand verbreitete ssp. *dichrurus*. Für die Unterart *callipides* wird in der Diagnose angegeben, daß sie in den Körpermaßen kleiner sei als *dichrurus*. Die Bauchseite von *callipides* ist als reinweiß beschrieben, der Schwanz soll deutlich zweifarbig abgesetzt sein. Für *dichrurus* ist eine weniger reinweiße Bauchseite und häufige Reduktion des gelben Halsflecks beschrieben (Madureira & Ramalhinho 1981). Diese Autoren bestätigen einen geringen Unterschied in der Größe der Unterarten, stellen jedoch die Gültigkeit der Subspeziesunterscheidung in Frage, da die angegebenen Farbunterschiede bei den beiden Unterarten nicht durchgehend beobachtbar seien. Bei den hier untersuchten Populationen läßt sich bestätigen, daß in den Populationen von der Serra de Ancares bis Porto Covo ein signifikanter Unterschied in den Mittelwerten einiger Schädelmaße besteht, wobei von Norden nach Süden eine Größenzunahme festzustellen ist. Die Population aus Conimbriga entspricht dabei in den meisten Maßen bereits der Population von Porto Covo. Die angegebenen Farbunterschiede können leider nicht überprüft werden, da das Balgmaterial nicht erhalten geblieben ist.

Bei den logarithmierten Werten der folgenden Meßstrecken: CCB, FORI, CP CM^1, MAND1, NASL, CPP, CM_1, MAND2, CPP, CR/CC konnte für die ersten 6 Meßstrecken CCB bis NASL eine leicht ansteigende Tendenz (b = 0,01) von Norden nach Süden auf dem 1—10 % Fehlerniveau für die linearen Regressionen gegen die Lokalitäten festgestellt werden (Abb. 8 zeigt zum Beispiel die Tendenz bei der Condylobasallänge CCB). Bei den übrigen genannten Meßstrecken war jedoch trotz teilweise signifikanter Unterschiede in den Mittelwerten keine signifikante Tendenz zu beobachten (am Beispiel von Abb. 9, der relativen Schwanzlänge bei *Apodemus sylvaticus*, gezeigt).

Diskussion

Die Ergebnisse zeigen, daß *Apodemus flavicollis* auf der Iberischen Halbinsel von *Apodemus sylvaticus* enzymatisch und aufgrund äußerer Kriterien wie Fellzeichnung

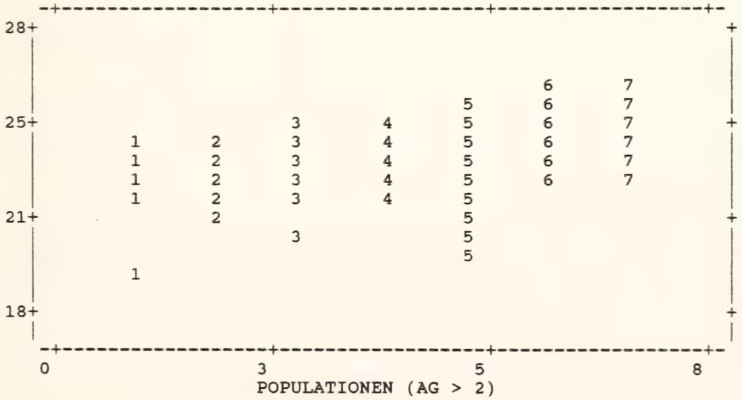


Abb. 8: Verteilung der Condylobasallängen (CCB) von *Apodemus sylvaticus* in den untersuchten Populationen.

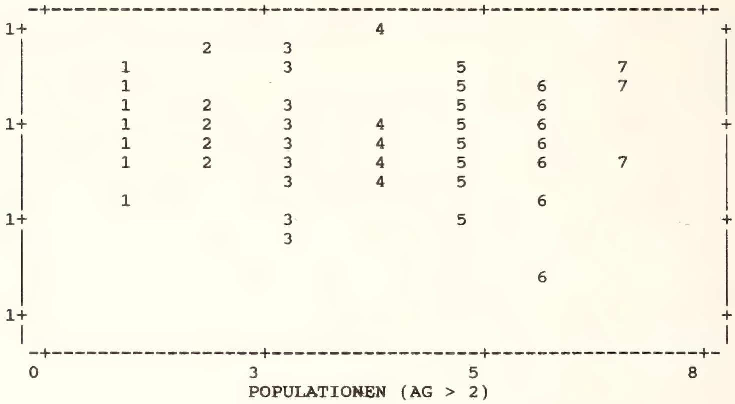


Abb. 9: Verteilung der relativen Schwanzlängen (CR/CC) bei den untersuchten *Apodemus sylvaticus.* Abszisse: Populationen 1—7.

unterschieden werden kann, daß jedoch eine Aufteilung der beiden Arten anhand morphologischer Kriterien, auch nach Einstufung in verschiedene Altersgruppen, nur unvollkommen gelang. Die erschwerte Trennarbeit von *Apodemus sylvaticus* und *Apodemus flavicollis* in Randgebieten ihrer Verbreitung bestätigt sich also auch hier im Nordwesten der Iberischen Halbinsel. Sie hat immer wieder zu Spekulation über den Artstatus der beiden Taxa geführt (Amtmann 1965, Witte 1965) und zu Untersuchungen über mögliche Introgression Anlaß gegeben (Niethammer 1969). Die Resultate der enzymatischen Untersuchungen bekräftigen die Annahme einer regelmäßigen Hybridisierung zwischen den beiden Taxa jedoch nicht.

Bei *Apodemus sylvaticus* aus der Serra de Ancares ist keine signifikante Erhöhung der Rostralbreite (LR) zu beobachten. Auch das Schwanz- zu Kopfrumpflängeverhältnis (CR/CC) der *Apodemus sylvaticus* aus der Serra de Ancares (Abb. 9) ist nicht erhöht. Im Fall einer Introgression von Genen von *Apodemus flavicollis* in den Genpool von *Apodemus sylvaticus* wäre eine Erhöhung in diesen Maßen zu erwarten, weshalb die morhologischen Ergebnisse eine Annahme von Introgression ebenfalls nicht unterstützen.

Es ist jedoch bemerkenswert, daß auch bei anderen Kleinsäuger-Arten im Westen der Iberischen Halbinsel Schwierigkeiten in der morphologischen Auftrennung bestehen. So zum Beispiel bei *Mus musculus* und *Mus spretus,* die in Lagos, Algarve, nicht immer unterscheidbar waren (Niethammer 1956: 275, Engels 1983). Auch bei den beiden nahverwandten Spitzmaus-Arten *Neomys fodiens* und *Neomys anomalus* bestehen im Nordwesten der Iberischen Halbinsel, Galizien, Schwierigkeiten bei der morphologischen Auftrennung (Nores 1979). Ob diese genannten Erscheinungen als morphologische Konvergenzen oder anders zu interpretieren sind, kann zur Zeit nicht entschieden werden und bedarf weiterer Untersuchungen.

Zusammenfassung

Die Gattung *Apodemus* wurde anhand enzymatischer und morphologischer Untersuchungen im Nordwesten der Iberischen Halbinsel auf ihre Artenzusammensetzung hin überprüft. Die

Ergebnisse zeigen, daß *Apodemus flavicollis* im untersuchten Gebiet außer durch äußere Kennzeichen auch enzymatisch von *Apodemus sylvaticus* unterscheidbar ist. Eine vollständige schädel- und zahnmorphologische Trennung der beiden Arten war nicht möglich. Introgression ist nach den vorliegenden Ergebnissen jedoch unwahrscheinlich. Das Vorkommen von *Apodemus flavicollis* in der Serra de Ancares kann als Reliktvorkommen gedeutet werden, und der Nachweis für die Serra de Ancares ist damit nicht nur anhand morphologischer Merkmale (Santiago & Castroviejo 1971), sondern auch anhand von Enzymmerkmalen erbracht. *Apodemus flavicollis* konnte im Untersuchungsgebiet nur in einer Region (Serra de Ancares) nachgewiesen werden.

Literatur

Amtmann, E. (1985): Biometrische Untersuchungen zur introgressiven Hybridisation der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus tauricus* Pallas, 1811). — Z. Zool. Syst. EvolForsch. 3: 103—156.

Engel, W., W. Vogel, I. Voiculescu, H.-H. Ropers, M. T. Enzes & K. Bender (1973): Cytogenetic and biochemical differences between *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis*, possibly responsible for the failure to interbreed. — Comp. Biochem. Physiol. 44B: 1165—1173.

Engels, H. (1983): Elektrophoretische Untersuchungen an Hausmäusen (*Mus musculus brevirostris* Waterhouse, 1837 und *Mus spretus* Lataste, 1883) aus Süd- und Mittelportugal zur Überprüfung vermuteter Hybridisierung. — Ciênc. Biol. Ecol. Syst. (Portugal) 5: 97—104.

Engels, H. (1986): A Least Squares Method for Estimation of Bezier Curves and Surfaces and its Applicability to Multivariate Analysis. — Math. Biosc. 79 (2): 155—170.

Engels, H. (1990): Bezier Curve Fitting Software. Program package for curve- and surface-approximation with Bezier polynomials. — Departamento de Biologia, Universidade de Aveiro. 3800 Aveiro, Portugal.

Gemmeke, (1980): Proteinverhalten und Taxonomie in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). — Z. Säugetierk. 45: 348—365.

Madureira, M. L. & M. G. Ramalhinho (1981): Notas sobre a distribuição, diagnose e ecologia dos Insectivora e Rodentia Portugueses. — Archos. Mus. Bocage (série A) 1: 165—263.

Mayr, E., E. G. Linsley & R. L. Usinger (1953): Methods and principles of systematic zoology. — New York.

Niethammer, J. (1956): Insektenfresser und Nager Spaniens. — Bonn. zool. Beitr. 7: 249—295.

Niethammer, J. (1969): Zur Frage der Introgression bei den Waldmäusen *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* (Mammalia, Rodentia). — Z. Zool. Syst. EvolForsch. 7: 77—127.

Nores, C. (1979): Nuevas aportaciones al conocimiento de la subfamilia Soricinae (Mammalia, Insectivora) en los distritos Cantabrico y Lusitano. — Diplomarbeit. Departamento de Zoologia de la Faculdade de Ciencias, Universidad de Oviedo.

Rohlf, F. J. (1990): NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Vers. 1.50. — Setauket, New Exeter Publishing Lts.

Saint Girons, M.-C. (1973): L'age des micromammifêres dans le regime de deux rapaces nocturnes, *Tyto alba* et *Asio otus*. — Mammalia 37: 439—456.

Santiago, J. & J. Castroviejo (1971): Notas preliminares sobre la disribucion de algunos micromamiferos en el norte de España. — Säugetierk. Mitt. 19: 217—222.

Witte, G. (1964): Introgression bei *Apodemus flavicollis* und *A. sylvaticus*. Biometrische Untersuchungen an *Apodemus*-Populationen des Monte-Gargano (Süditalien). — Bonn. zool. Beitr. 13: 138—208

Horst Engels, Cristina Fernandes, Maurício Coutinho, Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro, Universidade de Aveiro, 3800 Aveiro, Portugal. — Augusto Abade, Departamento de Antropologia da Universidade de Coimbra, Universidade de Coimbra, 3000 Coimbra, Portugal.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 271—273	Bonn, November 1991

Zur Kenntnis der Hausmäuse der Insel Annobón, Äquatorial-Guinea

Salvador J. Peris

Abstract. Based on cranial and tooth morphology, the mouse species inhabiting Annobón island (Ecuatorial Guinea) belongs to *Mus musculus domesticus*. The same species is known from several other islands in the Guinea Gulf.

Key words. Mammalia, Muridae, *Mus musculus*, house mouse, Annobón, distribution.

Die europäische Hausmaus (*Mus* sp.) wird von Reichstein (1978) in sieben Unterarten aufgeteilt, während Berry (1981) von acht Arten spricht.

Die Insel Annobón (0,8 km breit und 1,8 km lang) liegt 360 km vom afrikanischen Festland entfernt. Die Säugetierfauna der Insel ist sehr spärlich und wurde zum großen Teil vom Menschen eingeführt (Peris 1961). Die Hausmaus von Äquatorial-Guinea wurde sowohl auf dem Festland (Basilio 1962, Bocage 1903, Cabrera 1929) als auch auf der Insel Bioko (Fernando Póo) (Eisentraut 1965) zu *Mus musculus* gestellt.

Elf Hausmäuse, die 1961 während der Expedition Peris-Alvarez auf der Insel Annobón gefangen wurden (sechs Exemplare befinden sich in der Sammlung der Abteilung Tierbiologie der Universität Salamanca, die restlichen fünf sind bei einem Umzug im Naturhistorischen Museum Madrid verlorengegangen), gehören nach schädel- und zahnmorphologischen Kriterien (Darviche & Orsini 1982) zur Art *M. musculus domesticus.*

Die elf Exemplare jedoch haben morphologische Eigenschaften (brauner Rücken, klar abgegrenzt zu den braungelblichen Seiten, und grauweißlicher Bauch), die mehr der in Nordafrika weit verbreiteten algerischen Maus (*Mus spretus*) als *M. musculus domesticus* ähnlich sind. Außerdem sind die biometrischen Maße von Körperlänge und Schwanz (Tab. 1) kleiner als bei europäischen Hausmäusen und sind darin *M. spretus* ähnlich (Engels 1980). Diese zwischen beiden Arten liegenden Merkmale wurden von Carrascosa & López-Martinez (1988) auch bei rezenten und fossilen *M. musculus* in Fuerteventura auf den Kanarischen Inseln gefunden und als mögliche Unterartkennzeichen bezeichnet. Dasselbe kann auch für unsere Exemplare vom Golf von Guinea zutreffen, obwohl uns leider nur wenig Material zur Verfügung stand.

Daraus folgern wir, daß die auf der Insel Annobón gefundene Mausart (was wahrscheinlich auf den ganzen Golf von Guinea zutrifft) zu *M. musculus domesticus* gehört, obwohl die Färbung mehr *M. spretus* ähnelt und sie größenmäßig zwischen *M. musculus domesticus* und *M. spretus* liegt.

Die Herkunft der Art ist unbekannt, aber die 360 km Entfernung zum Festland machen eine Ansiedlung durch Treibinseln (Baumstämme, Vegetation) unwahrscheinlich, wie es für einige Spitzmäuse der Nachbarinseln S. Thomé und Principe angenommen wurde (Heim de Balsac & Hutterer 1982). Es ist eher möglich, daß die

Tabelle 1: Einzelmaße und Embryonenzahlen von *Mus musculus domesticus* von der Insel Annobón (Äquatorial-Guinea). Fangmonat: Juli, Sammler: Expedition Peris-Alvarez. Hf: Hinterfußlänge ohne Krallen, Kr: Kopfrumpflänge, Schw: Schwanzlänge, Ohr: Ohrlänge, LM1: Länge erster unterer Molar, BM1: Breite erster unterer Molar, Zyg: Zygomatische Breite.

Sex	Kr	Schw	Hf	Ohr	LM1	BM1	Zyg	Embryonen
♂	66,5	74,5	15,7	11,5	1,41	0,90	10,4	—
♂	68,0	66,0	15,5	11,0	1,44	0,93	10,7	—
♂	73,0	73,0	15,0	12,0	1,65	1,00	11,0	—
♂	79,0	78,0	15,1	12,2	1,69	1,07	11,5	—
♂	70,0	69,0	15,5	11,3	—	—	—	—
♀	78,0	79,0	16,0	12,5	1,69	1,05	11,5	5
♀	76,0	80,0	16,0	12,0	—	—	—	—
♀	75,0	75,0	15,3	12,2	1,68	1,05	11,3	4
♀	78,0	81,0	15,4	12,1	—	—	—	—
♀	79,0	80,0	16,4	12,8	—	—	—	5
♀	67,5	76,0	16,0	11,8	—	—	—	—

Tiere absichtlich oder zufällig durch portugiesische Schiffe auf die Insel gelangten. Die Insel wurde im Jahre 1492 (Peris 1961) von Portugal aus besiedelt und diente während mehr als 300 Jahren als Versorgungsort der portugiesischen Flotte auf dem Weg zu den südlichen afrikanischen Kolonien. Ein Einwand gegen diese Erklärung besteht darin, daß die Landung von Schiffen mit Tiefgang auf dieser Insel unmöglich ist, weil sie von Küstenriffen umgeben ist. Dies, nebst den dem Ankerplatz widrigen Südwinden, hat dort die Ansiedlung der Fliege *Musca domestica* (Muscidae) verhindert, obwohl sie auf allen Schiffen und anderen Inseln des Golfes heimisch ist (Peris 1963). Trotz dieser Schwierigkeiten ist es möglich, daß der Nager auf Barkassen oder Booten, die von den Schiffen herkamen, auf die Insel gelangte. Wenn das zutrifft, dann könnte der Nager seit fünf Jahrhunderten auf der Insel sein, und dies würde die morphologischen Unterschiede bezüglich *M. musculus domesticus* iberischen Ursprungs erklären.

Danksagung

Ich danke S. V. Peris für das mir zur Verfügung gestellte Material und Dr. R. Hutterer für seine konstruktive Beurteilung einer ersten Fassung sowie für Literaturangaben.

Literatur

Basilio, A. (1962): La Vida Animal en la Guinea Española. — Propio, 2º ed. Madrid.

Bocage, J. V. B. du (1903): Contribution à la Faune des quatres îles du Golfe de Guinée. — J. Sci. math. phys. nat. Lisboa (2) 7: 65—96.

Berry, R. J. (1981): Town Mouse, Country Mouse: adaptation and adaptability in *Mus domesticus* (*M. musculus domesticus*). — Mammal Rev. 11: 91—136.

Cabrera, A. (1929): Catálogo descriptivo de los mamíferos de la Guinea española. — Mem. Real Soc. Española Hist. Nat. Tomo XVI, Memoria 1º. Madrid.

Carrascosa, M. C. & N. López-Martínez (1988): The house mouse from a prehistoric site in Fuerteventura (Canary Islands, Spain). — Bonn. zool. Beitr. 39: 237—256.

Darviche, D. & Ph. Orsini (1982): Critères de différentiation morphologique et biométrique de deux espèces de souris sympatriques: *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus*. — Mammalia 46: 205—217.

Eisentraut, M. (1965): Die Muriden von Fernando Poo. — Zool. Jb. Syst. 92: 13—40.

Engels, H. (1980): Zur Biometrie und Taxonomie von Hausmäusen (Genus *Mus* L.) aus dem Mittelmeergebiet. — Z. Säugetierk. 45: 366—375.

Heim de Balsac, H. & R. Hutterer (1982): Les Soricidae (Mammifères Insectivores) des îles du Golfe de Guinée: faits nouveaux et problèmes biogéographiques. — Bonn. zool. Beitr. 33: 133—150.

Peris, S. V. (1961): La isla de Annobón. — Arch. Inst. Estudios Africanos, Año XVI, nº 57.

Peris, S. V. (1963): Resultados de la expedición Peris-Alvarez a la isla de Annobón (Guinea española). — Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (B). 61: 101—121

Reichstein, H. (1978): *Mus musculus* Linnaeus, 1758. — Hausmaus. — In: Handbuch der Säugetiere Europas, Band 1: Nagetiere I (eds. J. Niethammer & F. Krapp): 421—447. Akad. Verlagsges. Wiesbaden.

S. J. Peris, Departamento de Biología Animal, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca, 37071 Salamanca, España — Spain.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 275—281	Bonn, November 1991

Callous scalation in female agamid lizards (*Stellio* group of *Agama*) and its functional implications

Khalid Javed Baig & Wolfgang Böhme

Abstract. The presence of precloacal and/or abdominal callous glands in females of the *Stellio* group within the genus *Agama* Daudin, 1802 has been established in *A. agrorensis* (Stoliczka, 1872), *caucasia* (Eichwald, 1831), *himalayana* (Steindachner, 1869), *nupta* De Filippi, 1843, *pakistanica* Baig 1989, *stellio* (Linnaeus, 1758) and *tuberculata* (Hardwicke & Gray, 1827). The possible functional meaning of this find is discussed. A comment is made on the nomenclatural availability of *Stellio* Laurenti, 1768.

Key words. Reptilia, Sauria, Agamidae, *Stellio* group of *Agama*, precloacal/abdominal callous glands, territoriality, Middle East.

Introduction

Two types of macroscopic epidermal holocrine glands are found in the Agamidae, i. e. femoral/inguinal follicular glands and precloacal/abdominal callous glands. The second type is unique to the agamid[1]) lizards and is found in the former collective genus *Agama*, now consisting of the genera *Agama* (s. str.), *Trapelus*, *Pseudotrapelus*, the *Stellio* group (see below) and in *Xenagama* (Moody 1980).

Terminology: The homology and thus terminology of the glands has been greatly confused by taxonomists and comparative morphologists, who mostly failed to recognize the different structure and exact anatomical position of both gland types. In most Australian agamids the follicular glands of the females extend onto the posterior abdominal area. They have been termed "preanal glands" (Cogger 1975, Houston 1978) which confuses them terminologically with callous glands situated on the anterior margin of the cloaca. Similarly, Jullien & Renous-Lecuru (1973a, b) surveyed the epidermal glands of the Lacertilia without distinguishing between both gland types and consequently inaccurately characterizing numerous genera. The first descriptions, however, proved to be correct: Boulenger (1885) distinguished "true" femoral and preanal pores clearly from callous pore-like swellings of preanal scales. Harris (1963) called them "preanal pads" in *Agama agama* and thus likewise differentiated them from "femoral pores" which are absent in that species.

Occurrence in females: In this paper we restrict ourselves to the second type of the forementioned glands, i. e. the precloacal/abdominal callous glands in female agamids. Boulenger (1885) called them "anal pores" and attributed them to the male sex only while describing different species of *Agama*. Nikolsky (1915) used the same terminology and associated these glands also only with males. Smith (1935) called them "callose preanal" and "callose abdominal scales" and likewise did not link them with the female sex.

---

[1]) We do not adopt the view of Frost & Etheridge (1989) to regard agamids as a chamaeleonid subfamily, for reasons explained by Böhme (1990).

Later on Terentyev & Chernov (1949), Klausewitz (1954), Anderson (1963), Minton (1966), Daan (1967), Mertens (1969), Peters (1971), Moody (1980), Beutler & Frör (1980), Ananyeva et al. (1981), Beutler (1981), Orlova (1981 a, b), Ananyeva & Atayev (1984), Baig (1989) and many others dealt with the species of *Agama* (*Stellio* group) but except Terentyev & Chernov (1949) and Baig (1989) all of them attributed the character callous glands to the male sex only.

Terentyev & Chernov (1949) mentioned callous glands in a reduced form only at a precloacal position in *Agama* (now *Trapelus*) *sanguinolenta* (see also Orlova 1981 b), *A. erythrogastra* and *A. himalayana* whereas in other species including *caucasia* and *lehmanni* these would be confined to males (Terentyev & Chernov 1949).

Material and Results

The holdings of agamids of the *Stellio* group within *Agama* have been studied in the Alexander Koenig Zoological Research Institute and Museum (ZFMK) at Bonn and in the Pakistan Museum of Natural History (PMNH) at Islamabad. We found that females of no less than 8 species of the *Stellio* group possess callous glands not only at precloacal but also at abdominal positions (Fig. 1). All these females are listed in table 1. Out of 28 females of *A. stellio* only 2 show a slight tendency to develop callosities suggesting that true, functioning callous glands are restricted to males in this species. The same seems to be the case in *melanura*, *stoliczkana*, *lehmanni* and *erythrogastra*, but the sample sizes are too small to draw any conclusion. Out of 17 *caucasia* females 4, of 25 *tuberculata* 1 from Afghanistan, of 3 *nupta* 1, and of 6 *himalayana* 3 females exhibit callosities (see Table 1). These data suggest that callosities are present in a number of females of these species except *A. tuberculata*, where the only specimen from Afghanistan could be an exception, or the Afghan population may be different from that of Pakistan, India or Nepal. More material from Afghanistan could clarify this problem.

A. agrorensis and *A. pakistanica* females hold a special position in this study, for out of 10 *agrorensis* females 7 show callosities at precloacal and at least 3 at abdominal positions; in *A. pakistanica* all 10 females exhibit precloacal callosities, while abdominal callosity can be found only in 2 of them (see Table 1).

Discussion

The functional meaning of both follicular and callous glands in lizards in respect to pheromone secretions is not very well studied and understood (Cooper & Vitt 1986). The evidence presented by Cole (1966) and by Peters (1969) suggests that the secretions of follicular glands represent olfactorial cues for interspecific and infraspecific interactions, e. g. territoriality. Smith (1935), Harris (1964), Stamps (1977), Orlova (1981 a, b), Beutler (1981), Daniel (1983) and many others have suggested territorial behaviour in agamids. These authors mostly attribute territoriality to the males which do most of the fighting defending their territories due to their hierarchical rank (Stamps (1977). Only Schmidt & Inger (1957) reported on females that were likewise defending their home ranges. Madel & Klockenhoff (1972) observed that *A.*

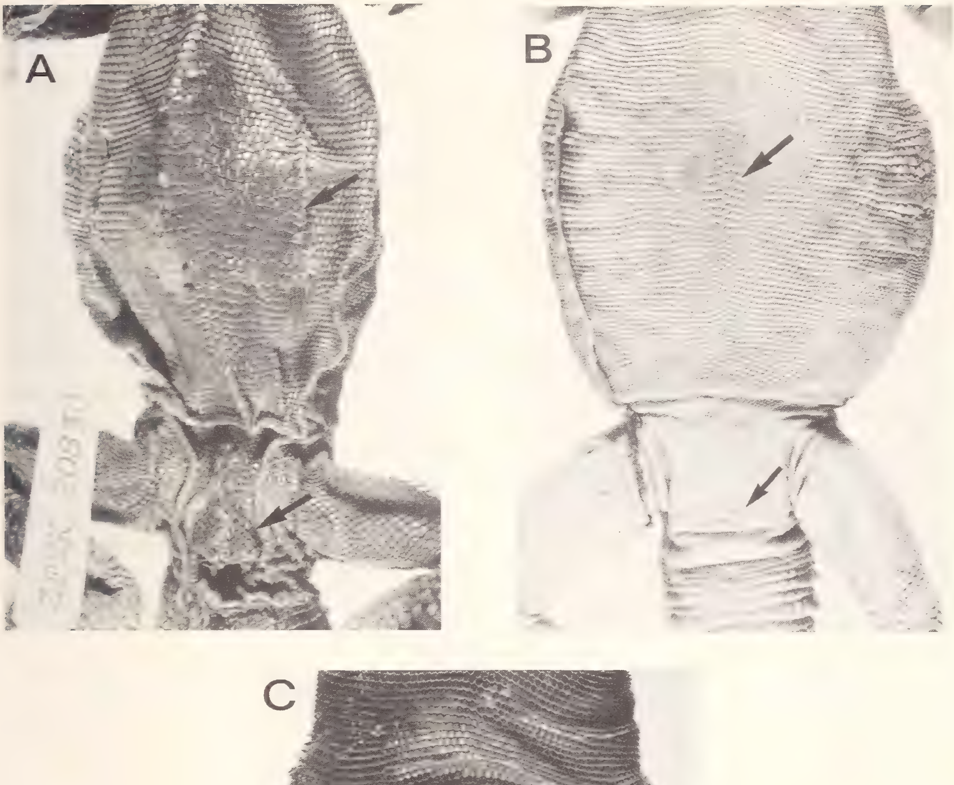


Fig. 1: Precloacal and abdominal callous scales in agamids; A: *Agama caucasia* female from Shaspur River, Fars/Iran (ZFMK 20830); B: *Agama caucasia* female from Kelat, Baluchistan/Pakistan (ZFMK 26314); C: *Agama pakistanica* female from Nomal, Gilgit/Pakistan (ZFMK 51788, paratype).

caucasia females in Afghanistan fighted for egg laying sites and defended these sites vigorously. Langerwerf (in Orlova 1981 a) noted even that *A. caucasia* females were able to detect their individual egg laying sites after oviposition and continued to defend them even after having removed from them up to 6 days!

Although there is no direct evidence of a relationship between territoriality and callous glands, we think that it is the most plausible functional explanation. This view is corroborated by an interesting observation in *A. pakistanica*, where 100 % of the females bear callous scales: They are living always in pairs rather than in groups of one dominant male with several females (Baig 1989). This latter system characterizes *A. tuberculata* and *A. melanura*, and the absence of callosities in their females fits our view.

Daniel (1983) described male *A. tuberculata* as "territorial" and "pungacious" in the breeding season. The pungent secretions could be the product of the callous glands and may serve for marking the territory. Moreover, the absence of both

Table 1: List of female *Agama* (*Stellio* group) where callosities were found. + = present; — = absent; SMF = Senckenberg Museum Frankfurt/M.; PMNH = Pakistan Natural History Museum Islamabad; UF = Florida State Museum Gainesville; ZFMK = Museum Koenig Bonn.

Cat. no.	Species	Precloacal callosity	Abdominal callosity	Origin
UF 72781	*pakistanica*	+	+	Pakistan
PMNH 535	*pakistanica*	+	—	Pakistan
PMNH 538	*pakistanica*	+	—	Pakistan
PMNH 548	*pakistanica*	+	—	Pakistan
PMNH 551	*pakistanica*	+	—	Pakistan
PMNH 552 A	*pakistanica*	+	—	Pakistan
PMNH 552	*pakistanica*	+	—	Pakistan
PMNH 553	*pakistanica*	+	—	Pakistan
PMNH 554	*pakistanica*	+	—	Pakistan
PMNH 135	*pakistanica*	+	+	Pakistan
ZFMK 51788	*pakistanica*	+	+	Pakistan
PMNH 261	*agrorensis*	+	—	Pakistan
PMNH 560	*agrorensis*	+	—	Pakistan
PMNH 524	*agrorensis*	+	+ ?	Pakistan (Kashmir)
PMNH 516	*agrorensis*	+	+	Pakistan (Kashmir)
SMF 63201	*agrorensis*	+	+	Pakistan
SMF 63188	*agrorensis*	+	—	Pakistan
SMF 63202	*agrorensis*	+	+	Pakistan
PMNH 540	*himalayana*	+	—	Pakistan
PMNH 137	*himalayana*	+	—	Pakistan
SMF 10150	*himalayana*	+	—	Afghanistan
ZFMK 8615	*tuberculata*	+	—	Afghanistan
ZFMK 8606	*caucasia*	—	+	Afghanistan
ZFMK 8603	*caucasia*	+	—	Afghanistan
ZFMK 26314	*caucasia*	+	+	Pakistan
ZFMK 20830	*caucasia*	+	+	Iran
ZFMK 2682	*nupta*	+	+	Afghanistan
ZFMK 46338	*stellio*	+ ?	—	Syria
ZFMK 47855	*stellio*	+ ?	—	Syria

callosities and territorial behaviour in juveniles further supports our view. However, the situation found in *A. agrorensis* where 70 % of the females show callous glands (see Table 1) does not fit the one observed in *A. pakistanica*: *agrorensis* is usually seen in groups containing more than one female (Baig, pers. obs.). In this species, "territoriality" in females would not primarily concern mating sites, but rather the defence of resources (food, nest sites, shelter etc.), as it is also the case with non-dominant, subordinate males.

Cole (1966) mentioned that secretions of femoral glands have different compositions in different species of lizards. According to Cooper (1985) and Cooper & Vitt (1986) males can olfactorically even distinguish between other individual males and females. We think that it is plausible that also the callous glands of the two sexes of one species could produce pheromone secretions of different compositions. If this assumption will prove to be correct, at least 2 different functions of callous glands in *Agama* (*Stellio* group) are likely:

1. The much more common male-related defence of the territory as a mating site avoiding confrontation with rivals, due to the hierarchical position of the respective male, and
2. in some species (see Table 1) a female-related cue of a different olfactorial (= chemical) quality for either defending own territories without conflicting with that of a male (thus making pair-binding possible), or for defending — and recovering after some time! — egg-laying sites.

Further research including field and laboratory work is necessary to either verify or reject our hypotheses concerning the olfactorial communication in these lizards.

Appendix

Nomenclatural note: We owe an explanation to the reader, why we still use *Agama* and not *Stellio* as the genus name of the lizards dealt with above. In his thesis, Moody (1980) divided the collective genus *Agama* into six distinct genera: *Agama* (s. str.), *Trapelus*, *Pseudotrapelus*, *Brachysaura*, *Xenagama* and *Stellio*. Apart from the fact that the content of *Stellio* sensu Moody (1980) is still under debate (in- or exclusion of the Afro-Arabian clade, see Joger 1991), the name *Stellio* Laurenti, 1768 is not at all available. As was also pointed out to the junior author by Frost (in litt. Oct. 1989), Laurenti (1768) included eight species in his genus *Stellio* without fixing a type, but *Lacerta stellio* Linnaeus was not among them. Stejneger (1932) therefore, to avoid nomenclatural instability, designated as type species for *Stellio* Laurenti the unidentifiable *S. saxatilis*, thus making *Stellio* an unavailable nomen dubium. Because of this situation, Böhme (1981) already used "*Stellio*"explicitly not as a formal taxon, but only as informally characterizing a certain bundle of related species. The same is done by us here. It would be premature to fix already the next available name for the species group, because 1. there is evidence that the type species of *Acanthocercus* Fitzinger, 1843, i. e. *A. cyanogaster*, is not at all congeneric with the Palaearctic clade (Joger 1991), and 2. also the type of *Laudakia* Gray, 1845, i. e. *A. tuberculata*, within the Palaearctic clade, is aberrant in hemipenial characters (Böhme 1988), thus requiring further study.

Acknowledgements

We thank Mr. Horst Meurer (ZFMK Bonn) for technical assistance and Dr. D. Frost (New York) for valuable correspondance. KJB gratefully acknowledges the German Academic Exchange Service (DAAD), Bonn, for providing a research grant at the Herpetology Dept. of the ZFMK, and the US Fish & Wildlife Services for providing funds for the field studies in Pakistan.

Zusammenfassung

Bei Weibchen der *Agama*-Arten der *Stellio*-Gruppe *agrorensis*, *caucasia*, *himalayana*, *nupta*, *pakistanica*, *stellio* und *tuberculata* wurden präkloakale und/oder abdominale Kallusdrüsen nachgewiesen, deren funktionelle Bedeutung diskutiert wird. Es wird die Hypothese aufgestellt, daß die Kallus-Sekrete der Weibchen von denen der Männchen chemisch verschieden seien und zur Markierung eigener Reviere und/oder von Eiablageplätzen benutzt werden könnten. Anhangsweise wird die nomenklatorische Verfügbarkeit des Gattungsnamens *Stellio* Laurenti, 1768 kommentiert.

Literature

Ananyeva, N. B. & Ch. Atayev (1984): *Stellio caucasius triannulatus* ssp. nov. — nowyj podvid kawkazkoy agamy iz yugo-zapadnoy Turkmenii. — Trudy Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, Leningrad 124: 4—11.

Ananyeva, N. B., G. Peters & V. T. Rzepakovsky (1981): New species of the mountain agamas from Tadjikistan *Agama chernovi* sp. nov. — Trudy Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, Leningrad 101: 23—27.

Anderson, S. C. (1963): Amphibians and Reptiles from Iran. — Proc. Calif. Acad. Sci. 31: 417—498.

Baig, K. J. (1989): A new species of *Agama* (Sauria: Agamidae) from northern Pakistan. — Bull. Kitakyushu Mus. Nat. Hist. 9: 117—122.

Beutler, A. (1981): *Agama stellio* (Linnaeus, 1758) — Hardun. — In: Böhme, W. (ed.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.), pp. 161—177.

Beutler, A. & E. Frör (1980): Die Amphibien und Reptilien der Nordkykladen (Griechenland). — Mitt. Zool. Ges. Braunau 3: 117—122.

Böhme, W. (1981): *Agama* Daudin, 1802 — Eigentliche Agamen. — In: Böhme, W. (ed.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.), p. 135.

Böhme, W. (1988): Zur Genitalmorphologie der Sauria: funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. — Bonn. zool. Monogr. 27: 1—176.

Böhme, W. (1990): [Rezension von] Frost, D. R. & R. Etheridge, 1989, A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards. — Z. zool. Syst. EvolForsch. 28: 315—316.

Boulenger, G. A. (1885): Catalogue of the lizards in the British Museum 1: 334—369.

Cogger, H. G. (1975): Reptiles and Amphibians of Australia. Reed, London, pp. 608.

Cole, C. J. (1966): Femoral glands in lizards. A review. — Herpetologica 22: 199—206.

Cooper, W. E. (1985): Female residence and courtship intensity in a territorial lizard, *Holbrookia propinqua*. — Amphibia-Reptilia 6: 63—69.

Cooper, W. E. & L. J. Vitt (1986): Lizard pheromones: Behavioral responses and adaptive significance in skinks of the genus *Eumeces*. — In: Duvall, D., D. Müller-Schwarze & R. M. Silverstein (eds.): Chemical signals in vertebrates 4, pp. 323—340.

Daan, S. (1967): Variation and taxonomy of the Hardun, *Agama stellio* (Linn., 1758) (Reptilia: Agamidae). — Beaufortia, Ser. Misc. Publ. 14 (172): 109—134.

Daniel, J. C. (1983): A book of Indian Reptiles. — Bombay Nat. Hist. Soc., pp. 141.

Frost, D. R. & R. Etheridge (1989): A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards. — Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 81: 1—65.

Harris, V. A. (1963): The anatomy of the rainbow lizard. — Hutchinson Trop. Monogr., London, pp. 7—104.

Harris, V. A. (1964): The life of the rainbow lizard. — Hutchinson Trop. Monogr., London.

Housten, T. F. (1978): Dragon lizards and goannas of South Australia. — Special Ed. Bull. Ser., South Austral. Mus., Adelaide, 84 pp.

Joger, U. (1991): A molecular phylogeny of agamid lizards. — Copeia 1991 (3): 616—622.

Jullien, R. & S. Renous-Lecuru (1973a): Réflexion sur la distribution systématique des pores préanaux et fémoraux dans le sous-ordre des Lacertiliens (Reptiles: Squamates). — Bull. Mus. natn. Hist. nat. 29, Zoologie 23: 247—252.

Jullien, R. & S. Renous-Lecuru (1973b): Etude de la repartition des pores femoraux, anaux, préanaux et ventraux chez les lacertiliens. — Bull. Mus. Nation. d'Hist. Nat. 104, Zoologie 78: 1—33.

Klausewitz, W. (1954): Eidonomische Untersuchungen über die Rassenkreise *A. cyanogaster* und *A. atricollis.* — Senckenbergiana biol. 35: 137—146.

Laurenti, J. N. (1768): Synopsis reptilium. — Viennae (Trattnern), 214 pp.

Madel. G. & H. Klockenhoff (1972): Beobachtungen an Kaukasus-Agamen *Agama c. caucasia* (Eichwald, 1831) in Afghanistan. — Aquaterra, Biberist 9: 3—7.

Mertens, R. (1969): Die Amphibien und Reptilien West-Pakistans. — Stuttg. Beitr. Naturk. 197: 1—96.

Minton, S. A. (1966): A contribution to the herpetology of W. Pakistan. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 134: 28—184.

Moody, S. M. (1980): Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia: Lacertilia), pp. 373 (PhD. thesis).

Nikolskii, A. M. (1915): Fauna of Russia and adjacent countries. Vol. 1 (Chelonia & Sauria): 68—93. — Isr. Prog. Sci. Transl., 1963.

Orlova, V. F. (1981 a): *Agama caucasia* (Eichwald, 1831) — Kaukasus-Agame. — In: Böhme, W. (ed.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.) 1: 136—148.

Orlova, V. F. (1981 b): *Agama sanguinolenta* (Pallas, 1814) — Steppenagame. — In: Böhme, W. (ed.): Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.) 1: 149—160.

Peters, G. (1969): Reptilien. In: Urania — Tierreich, Frankfurt/M. & Zürich (Deutsch. Verl.) 3: 355—507.

Peters, G. (1971): Die Wirtelschwänze Zentralasiens (Agamidae: *Agama*). Mitt. Zool. Mus. Berlin 47: 357—381.

Schmidt, K. P. & R. F. Inger (1957): Living reptiles of the world. Doubleday & Co., N. Y., pp. 287.

Smith, S. A. (1935): The Fauna of British India including Ceylon & Burma, Vol. II. Today & Tomorrow Publ., Delhi, pp. 440.

Stamps, J. A. (1977): Social behavior and spacing pattern in lizards. — In: Gans, C. & D. W. Tinkle (ed.): Biology of the Reptilia. Acad. Press, London.

Terentyev, P. V. & S. A. Chernov (1949): Key to the amphibians and reptiles. — Isr. Programme of Sci. Transl., 1965.

Khalid Javed Baig & Priv.-Doz. Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1. — Home address of KJB: Pakistan Museum of Natural History, P. O. Box 1761, Islamabad, Pakistan.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 283—297	Bonn, November 1991

Distribution and bioacoustics of *Rana perezi* Seoane, 1885 (Amphibia, Anura, Ranidae) in Tunisia

Dieter Steinwarz & Hans Schneider

Abstract. Extensive bioacoustic studies have demonstrated the presence of *Rana perezi* in Tunisia. The call analyses were used to determine the distribution of this species in the various geographic zones of the country. The mating and territorial calls are described and compared with the corresponding calls of a population of *R. perezi* in Spain.

Key words. Amphibia, *Rana perezi*, bioacoustics, distribution, Tunisia.

Introduction

Over more than two decades, many investigations of western palaearctic water frogs have built up a considerable fund of information about their calls and reproductive behavior (Wahl 1969; Günther 1969; Schneider 1973; Schneider et al. 1979; Nevo & Schneider 1983; Kuhn & Schneider 1984; Schneider & Sofianidou 1985; Schneider & Joermann 1988; Radwan & Schneider 1988; Akef & Schneider 1989; Schneider & Egiasarjan 1989, in press). The mating calls proved to be extremely specific, so that they are useful indicators with respect to taxonomic questions. As a result of bioacoustic and morphometric analyses, the existence in western Greece of the new species *Rana epeirotica* and its hybrid with *R. ridibunda* was documented, after which the distribution of *R. epeirotica* was determined (Schneider et al. 1984; Schneider & Sofianidou 1987; Sofianidou et al. 1987; Sofianidou & Schneider 1989).

While many detailed bioacoustic findings were thus assembled for several water-frog species, the Spanish lake frog, *R. perezi*, had been neglected. Therefore, in 1990 Schneider & Steinwarz examined the structure of the calls of a population of *R. perezi* near the nature reserve Doñana, at Seville. The bioacoustic analyses showed that the mating call is distinct from those of other species and thus demonstrated the independence of the species *R. perezi*. This conclusion was corroborated by serological and enzymological studies (Tunner 1970; Hemmer 1973; Tunner & Uzzell 1974; Graf et al. 1977; Uzzell 1982).

The range of *R. perezi* covers the Iberian peninsula and extends into southern France and to the Balearics; the species has also been introduced to the Canary Islands and the Azores (Mertens & Wermuth 1960). Once the independence of *R. perezi* as a species had been demonstrated, the close relationship to *R. ridibunda* that had previously been assumed was no longer valid, and the systematic relations of *R. perezi* became an open question. On the whole, the systematics of the North African water frog is still quite uncertain (see Discussion). Therefore, further study in this region seemed a useful and promising endeavor. The results of our bioacoustic analyses document the presence of *R. perezi* in Tunisia and show how the species is distributed in this country.

Material and Methods

The herpetofaunistic investigation of *R. perezi* was carried out from the 18th to the 30th of March, 1990. An effort was made to include sites representative of all the various geographically and climatically distinct zones. The water frogs were identified primarily on the basis of bioacoustic characteristics, though morphological features were also considered.

The calls were recorded in the field with a portable tape recorder (Uher Report 4200) and a condenser microphone (Sennheiser K3 N with head ME 80). The air and water temperatures were measured with an electric rapid-response thermometer (technoterm 1500, Testoterm).

The oscillograms were produced by displaying the recorded calls on a Tektronix 502 A oscilloscope and photographing them (Toennies Recordine camera). For frequency analysis a sonagraph (Kay Electric 7029 A) and a frequency spectrograph (Nicolet UA 400 A) were used. The statistical calculations were carried out with an AT computer (Highscreen) and the software Statgraphics, from the Statistical Graphics Corp., Knoxville, USA.

The recordings so analyzed were obtained at Gafsa, Nefta, Bechri, El Hamma, Chenini and Medenine.

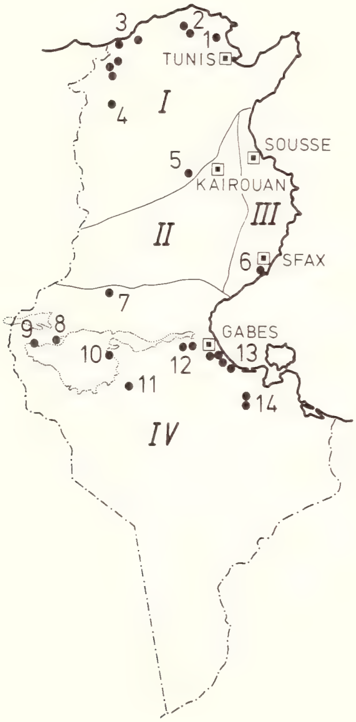


Fig. 1: Distribution of *R. perezi* in Tunisia. I: northern highland and basin of Tunis; II: central Tunisian steppe; III: Sahel; IV: southern Tunisia. The dots indicate the sites at which frogs were found. Arabic numerals: see text.

Results

Distribution of *R. perezi* within Tunisia

Tunisia comprises the eastern part of the Maghreb and can be subdivided into four zones (Fig. 1): I. the mountainous terrain in the north, including the basin of Tunis and Cap Bon; II. the central Tunisian steppe; III. the Sahel; IV. southern Tunisia (Köhler 1983).

I. Northern highland, basin of Tunis

The northwestern part of Tunisia is distinguished by three mountain chains that run from southwest to northeast (Kroumerie/Mogod; Monts de Medjerda/Monts de Teboursouk; Dorsale). Between these chains lie river valleys, basins and high plateaus. In the Kroumerie, especially, extensive forests of oaks (*Quercus suber* and *Q. sessiliflora*), thujas and Aleppo pines can still be found. The valleys, plateaus and coastal regions have been converted to settlements and cultivated fields. The highland descends to the basin of Tunis and Cap Bon.

The mean annual precipitation exceeds 800 mm at the north coast and is 400—600 mm in the middle and southern parts of the mountain region and in the basin of Tunis.

Sites at which *R. perezi* was found:

1. Basin of Tunis:

— Scattered calling frogs at the Qued Nabtour next to the road linking Bizerte and Tunis. No other find in the surroundings of Tunis and Bizerte.

— According to workers at the biological station of the Lac Ichkeul National Park, that area is inhabited by lake frogs.

2. Vicinity of Mateur:

— Medium-size population (50—100 animals) in the Qued Journine on the outskirts of Mateur.

— Occasional individuals in a small qued near the village of Ghezala.

3. Vicinity of Tabarka:

— Occasional frogs along the road between Mateur and Tabarka, near the village of Nefza in the Qued Melah.

— On the outskirts of Tabarka, occasional frogs were found in the extremely slowly flowing waters near the broad mouth of the Qued el Kebir.

— Ben Metir reservoir: in small ponds below the side of the dam away from the reservoir, occasional frogs.

— Occasional frogs found at two sites along the road between Tabarka and Jendouba, each in small, slowly flowing brooks near Fernaria.

4. Vicinity of El Kef:

— In the immediate surroundings of the city El Kef and along the road between El Kef and Sakiet Sidi Youssef, at the Algerian border, there are no habitats suitable for *R. perezi*.

— Barrage Mellegue (reservoir) near the village of Nebeur. In many ponds surrounding the reservoir walls, calling groups of *R. perezi* were found (a total of ca. 50—100 animals).

5. Haffouz:

— On the outskirts of this community in the southern Dorsale, along the road between Kairouan and El Kef, a large population (several hundred animals) was found in a large pool created as a watering place.

II. Central Tunisian steppe

Toward the south highlands are bounded by the central Tunisian steppe, a plain at an altitude of 600—800 m in the southwest and 100—200 m in the east. With a mean annual precipitation of only 200—400 mm (mostly in the lower part of this range), the region is extraordinarily short of rain. There are no natural bodies of water.

Neither in the surroundings of Kairouan nor along the Kairouan-Gafsa or Gafsa-Sfax roads were biotopes suitable for lake frogs found.

III. Sahel

The Sahel extends along the eastern coast of Tunisia, between the Gulf of Hammamet, the Gulf of Gabès and the central Tunisian steppe. It is a densely settled region, intensely cultivated, with centers of population around Sousse and Sfax. The mean annual precipitation in the Sahel is 200—400 mm (mostly in the upper part of range).

Neither in the southern vicinity of Sousse (the region including Monastir, Moknine, and Jemmel) nor to the north (Hammam Sousse, Akouda, Kalaa Kebira) was *R. perezi* to be found. The few water-filled streams, such as the Qued el Hammah, are severely polluted.

6. Small qued on the southern outskirts of Sfax: ca. 10 lake frogs.

IV. Southern Tunisia

About half of the southern part of Tunisia is desert steppe and the rest is true desert. It comprises several regions with different characteristics, as follows:

a. Highland region near Gafsa, with desert steppe to the south;
b. Salt-lake depressing including the Chott el Djerid, Chott el Fedjadj and Chott el Rharsa, flanked by the extended oasis regions Bled el Djerid and Nefzaoua;
c. The Arad plain at the Gulf of Gabès;
d. The coastal plain Djeffara and Djerba Island;
e. Southern Tunisian mountain region (Dahar);
f. Sand-dune desert Grand Erg Oriental (Sahara) south of the chotts.

The climate is characterized by severe aridity. In the coastal areas and in the north of the zone the mean annual precipitation is 200 mm, but south of the chotts it is less than 100 mm.

In southern Tunisia essentially no natural bodies of water are present all the year round.

Finds of *R. perezi*:
7. Gafsa: city in an extensive oasis.
— Ca. 20 animals in a large water reservoir in the oasis, ca. 4 km south of the city center.
8/9. Bled el Djerid: Oasis region at the northwest boundary of the Chott el Djerid. This area is irrigated from artesian and drilled wells (groundwater 60—100 m deep), by way of an intricate network of above-ground canals.
— Touzeur (8): Occasional frogs in irrigation canals around the oasis garden "Paradise".
— Nefta (9): Several scattered frogs in irrigation canals and occasional individuals in a distribution basin.
10/11. Nefzaoua: Oasis region at the southeastern boundary of the Chott el Djerid. Irrigation from artesian wells, by way of subterranean conduits (foggaras).
— Bechri (10): Community in a spit of land that projects far into the Chott el Djerid. On its outskirts, in a man-made watering place up to 15 m deep, ca. 50—100 frogs were found. It is highly probable that water is supplied to this pond all year round, since many fish were present.
— Douz (11): Community in the southern Nefzaoua, surrounded by sandy semidesert and sand-dune desert. Occasional frogs in a watering place made for domestic animals.
12/13. Arad plain: A steppe landscape with numerous oases, along the Gulf of Gabès.
El Hamma (12): Oasis at the Qued el Hamma, with six sulfurous thermal springs.
— A few frogs in a distribution basin;
— Several hundred frogs at the Qued el Hamma, which empties into a swampy region with many small pools after it has passed under the Kebili-Gabès road.
Gabès and surroundings (13): A medium-size city in the middle of an oasis that covers 2000 hectares. The oasis receives its water supply from the Qued Gabès and artesian wells.

— The Qued Gabès is dammed near the small settlement Chenini (Barrage Romaine). A large frog population (several hundred animals) lives in the reservoir and in nearby river meanders and small pools.

— Kettana: Oasis south of Gabès. The Qued el Ferch backs up before the underpass below the Gabès-Medenine road, providing the habitat of a small frog population (10—20 animals).

— Teboulbou: Another oasis to the south of Gabès. Habitats like those in Kettana at two small queds, each with a small population (10—20 aminals).

Mountains of southern Tunisia (Dahar),

The Dahar extends to the south of the Arad plain, seperating the Djeffara plain from the Grand Erg Oriental. It consists of dry, bare hills. Along the Gabès-Matmata and Matmata-Medenine roads no habitats suitable for lake frogs were found. The people living there also say that there are no frogs in the Dahar.

14. Djeffara plain: Desert steppe along the Tunisian coast, bounded on the south by the Arad plain.

— Medenine: In the city center the Qued Smar passes under the Medenine-Foum Tatahouine road, and near the underpass the qued backs up to form a swampy region. This is the habitat of a frog population comprising ca. 50—100 animals. Two km to the south a smaller qued forms a similar biotope, also inhabited by many frogs.

Morphology

The *R. perezi* in Tunisia are small animals, with a snout-vent length of at most 7—8 cm. Their coloration is variable; green hues predominate, but some animals are mainly brown. Often there are sharply outlined dark-brown spots on the upper surface. There is usually a light mid-dorsal line, but it may be absent. The tympanic membranes are light brown, and the paired vocal sacs are light gray to almost white.

Calling behavior

Because of the differences in climate between northern and southern Tunisia, the frogs in these regions exhibit clear phenological differences. During the time in which their distribution was being mapped, the temperature in the mountainous northern region was low. In the vicinity of El Kef the air temperature on March 28, 1990 was 6.4 ° C at 0845 h, 16 ° C at 1300 h, and 13.5 ° C at 2030 h. The water temperature reached only 12 ° C in large bodies of water (pond at the Barrage Mellegue) and 15.1 ° C in small pools (ditches). Accordingly, the *R. perezi* populations were still in the prespawning phase. Scattered territorial and mating calls could be heard at a water temperature as low as 12 ° C. In the south, by contrast, the air temperature rose to a daily maximum of over 25 ° C in the shade, though it fell sharply after sundown. For example, measurements on March 20, 1990, in Gafsa showed air temperatures between 12.5 ° C at 0800 h and 25.2 ° C at 1300 h. At the same times, the water temperatures in a reservoir were 15.3 and 20.1 ° C. In the south, therefore, the *R. perezi* populations were already in the main spawning season. The males were giving mating calls as well as numerous territorial calls.

During the observations in Tunisia, the *R. perezi* called during the day and in the evening twilight. At night, calling was interrupted by the rapid decrease in water temperature.

While calling, many males lie at the water surface with the forelegs hanging down and the hindlegs spread out. After emitting a series of calls the animals swim about for a while but usually change their calling sites only slightly. Other animals call from stones in the water or from the vegetation on the shore. These do not change their position after calling. The distances between calling males depend on the density of the frogs in the spawning habitat, ranging from ca. 50 cm to 2 m. The males exhibit territorial behavior. When another male approaches too closely, they give territorial calls and swim toward the intruder, whereupon the latter usually goes away.

Calls

During the spawning period, the male *R. perezi* in Tunisia give calls of various types. The mating call, three different territorial calls, transitional calls and a short high-frequency call can be distinguished.

1. Mating call

The mating call is composed of pulse groups (Fig. 2). At a water temperature of 19.0 ° C the call parameters have the following avarage values. The call duration is 514.83 ms, the call consists of 10.64 pulse groups with 7.35 pulses per group, the pulse-group duration is 34.45 ms, and the interval between the pulse groups is 16.62 ms. The mating calls are emitted either singly or in series. Analysis of 50 such series, with a total of 197 calls, gave an average of 3.93 ± 2.52 calls per series.

During the field observations calls were recorded at water temperatures between 17.0 and 23.6 ° C. Several call parameters are correlated with water temperature; the statistical calculations are shown in Table 1. The pulse-group duration, the interval between the pulse groups and the sum of these two parameters, the pulse-group period, decrease with rising water temperature (Fig. 3 a, b, c). In contrast, the number of pulse groups per call and the pulse-group rate (pulse groups per second) (Fig. 3 d, e) are positively correlated with the water temperature. No significant correlation was found for the parameters pulses/pulse group, call duration, intercall interval and call period.

The sonagrams of the mating call (Fig. 4) reveal a frequency range between about 350 and 3000 Hz, within which two particular concentrations of energy stand out. The upper, domi-

Table 1: Results of the statistical calculations. Regression equations: x = independent variable (water temperature); y = dependent variable. Significance (F-test) for the correlation with water temperature (coefficient r): P <0.05*; P <0.01**; P <0.001***; P >0.05$^-$ (not significant).

Dependent variable	N	r	Regression equation	F-test
Mating call				
Duration of calls (ms)	88	—0.10$^-$	—	0.97$^-$
Intervals between calls (ms)	88	—0.23*	y = 2171.47—81.54x	3.00$^-$
Period of calls (ms)	88	—0.21$^-$	—	2.50$^-$
Pulse groups/call (n)	88	0.55***	y = —8.55 + 1.01x	38.40***
Duration of pulse groups (ms)	88	—0.48***	y = 70.55— 1.90x	25.43***
Interval between groups (ms)	88	—0.21$^-$	—	3.99*
Period of pulse groups (ms)	88	—0.81***	y = 106.17— 2.90x	162.76***
Pulse group rate (Hz)	88	0.85***	y = —6.06 + 1.40x	226.68***
Pulses/group (n)	88	—0.20$^-$	—	3.74$^-$
Territorial call 1				
Duration of calls (ms)	84	—0.51***	y = 266.78— 7.49x	29.73***
Pulses/call (n)	84	—0.30*	y = 63.92— 1.38x	8.30**
Territorial call 3				
Duration of calls (ms)	48	—0.59***	y = 1222.66—39.33x	25.40***
Pulses/call (n)	48	—0.30*	y = 32.02— 0.74x	4.72*

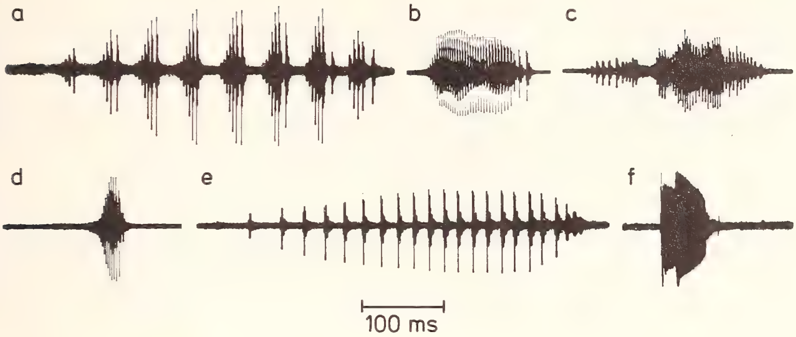


Fig. 2: Oscillograms of the calls of *R. perezi*. a: mating call; b: territorial call 1; c: transitional call; d: territorial call 2; e: territorial call 3; f: short high-frequency call (water temperature 19.5 ° C in each case).

nant frequency band is about 500 Hz wide and lies at 1991 ± 317 Hz (n = 110). It can be modulated in various ways; usually there is an upward modulation in the first call of a series. The lower, usually somewhat weaker band lies at 617 ± 115 Hz (n = 98) and may be unmodulated or may change in either the same direction as the upper band or the opposite direction. There is a significant positive correlation between the level of the upper frequency band and the water temperature (Table 2). The lower band also appears to be positively correlated to some degree, but the correlation cannot be confirmed statistically with the available data (Table 2).

2. Territorial call 1

Territorial call 1 is the most common territorial call (Fig. 2). Its duration averages 124.55 ms at 19 ° C and decreases significantly as the water temperature rises (Table 1). At 19 ° C this call is composed of an average of 37.7 pulses. The number of pulses decreases with increasing temperature (Table 1). Many territorial calls show some sign of subdivision into 2—6 pulse groups. However, unlike the mating call, these calls have no distinct intervals between the groups. Often a soft sound precedes the actual call.

A sonagram of a territorial call 1 is shown in Fig. 4. Again there are two high-energy frequency bands, the upper and dominant one of which (1568 ± 306 Hz; n = 13) reaches significantly higher levels as the water temperature rises (Table 2). The lower frequency band is also positively correlated with the water temperature (Table 2).

3. Territorial call 2

Of the three types of territorial calls, this is the least often produced. It is a brief call, within which the individual pulses are often indistinguishable, at least in the middle of the call.

The sonagram has 3—8 energy-rich bands (Fig. 4), at harmonically related frequencies. The call, therefore, has a tonal character.

4. Territorial call 3

This call is often to be heard, usually at the end of a series of territorial calls. At 19 ° C the duration of the call averages 475.43 ms, and it comprises an average of 18.0 individual pulses. With rising water temperature, both call duration and number of pulses decrease significantly (Table 1).

The sonagram of a territorial call 3 is shown in Fig. 4. The call usually has a very low-pitched sound. Its dominant frequency, averaging 517 Hz at 19 ° C, is positively correlated with the water temperature (Table 2). A higher-frequency band is often also present, though it is usually fairly weak.

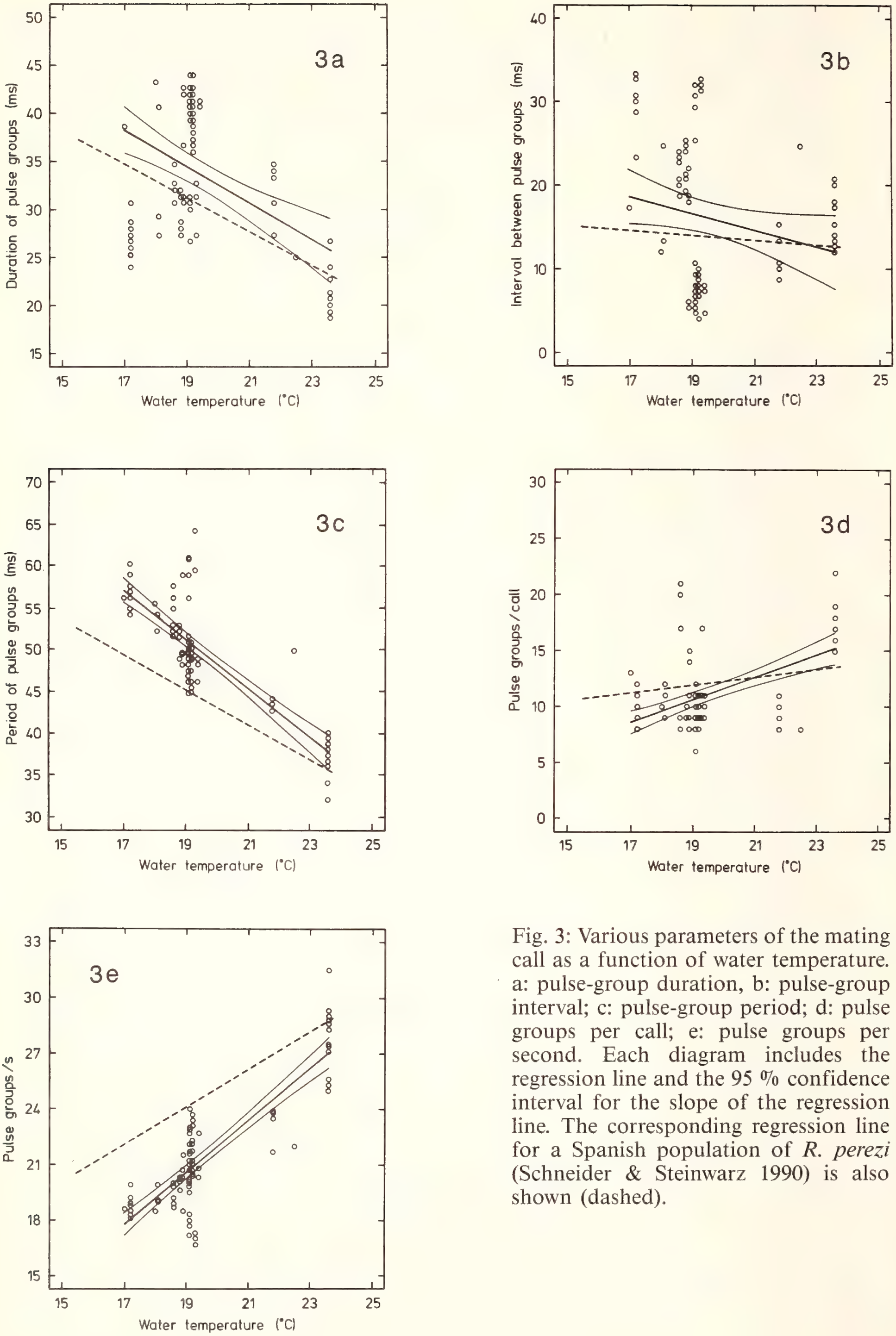


Fig. 3: Various parameters of the mating call as a function of water temperature. a: pulse-group duration, b: pulse-group interval; c: pulse-group period; d: pulse groups per call; e: pulse groups per second. Each diagram includes the regression line and the 95 % confidence interval for the slope of the regression line. The corresponding regression line for a Spanish population of *R. perezi* (Schneider & Steinwarz 1990) is also shown (dashed).

5. Short, high-frequency call

A very brief call at high frequency is also produced, usually singly but sometimes as part of a series of territorial calls (Fig. 2). Its duration is 57.5 ± 13.07 ms (n = 16) and its dominant frequency is 2203 ± 429 Hz (n = 16). Sometimes a second, distinctly weaker band is present at 1690 ± 543 Hz (n = 5). There is a marked downward modulation in the course of this call. The individual pulses of which it is composed are usually not separated one from another.

6. Transitional call

This call is intermediate in structure between territorial call 1 and the mating call (Fig. 2). A pronounced amplitude modulation divides it into 3—8 pulse groups. This subdivision is more distinct than that of territorial call 1, but there are no clear intervals between the pulse groups as in the mating call.

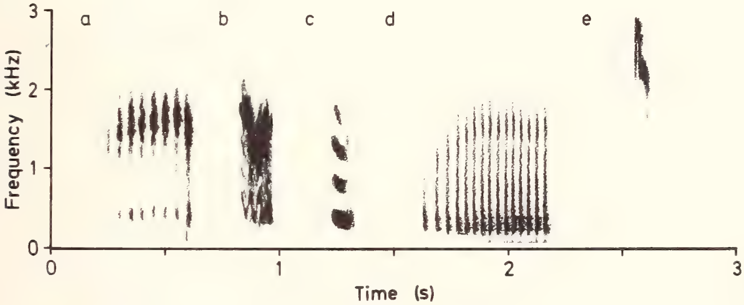


Fig. 4: Sonagrams of the calls of *R. perezi*. a: mating call; b: territorial call; c: territorial call 2; d: territorial call 3; e: short high-frequency call (water temperature between 18.6 and 18.9 ° C in each case).

Table 2: Results of the statistical calculations: frequency analysis. Regression equations: x = independent variable (water temperature); y = dependent variable. Significance (F-test) for the correlation with water temperature (coefficient r): P <0.05*; P <0.01**; P <0.001***; P >0.05^{-} (not significant).

Dependent variable	N	r	Regression equation	F-test
Mating call				
Upper frequency maximum	109	0.63***	y = 320.73 + 86.32x—	73.00***
Lower frequency maximum	97	0.20*	—	3.91^{-}
Territorial call 1				
Upper frequency maximum	112	0.64***	y = 70.94 + 79.09x	78.00***
Lower frequency maximum	105	0.49***	y = —1.37 + 32.34x	33.30***
Territorial call 3				
Upper frequency maximum	52	0.17^{-}	—	1.50^{-}
Lower frequency maximum	79	0.48***	y = 31.59 + 28.88x	23.70***
Short high-frequency call				
Frequency maximum	16	0.25^{-}	—	1.00^{-}

Discussion

Bioacoustics: According to the results of our bioacoustic investigations, there can be no doubt that *R. perezi* is common in Tunisia. The mating call of the many lake-frog populations there has a structure remarkably similar to that of a population of *R. perezi* in Spain that was analyzed by Schneider & Steinwarz (1990). There is a good match in the average number of calls per series and in the average call duration, and the regression lines of most of the call parameters that depend on the water temperature lie close together (Fig. 3a—d). The calls differ somewhat more with respect to the parameter pulse-group rate (Fig. 3e). The greatest difference lies in the number of pulses per pulse group. Higher values are found for this parameter in the calls of the lake frogs in Tunisia than in those of the frogs in Spain.

To express the relationship more precisely, a discriminant analysis was carried out for the mating calls of the two populations, taking into account the parameters pulses/pulse group, pulse groups/call, call duration, call interval and call period. The results are shown in Fig. 5 and Table 3. Although a statistically significant discriminant function can be calculated, in the discriminant classification of the mating calls from Tunisia and Spain 27 % and 19 % of the call parameters, respectively, are incorrectly classified. The result of the analysis, therefore, is that whereas on one hand there are discernible differences between the call parameters of the lake frogs in Tunisia and Spain, on the other hand the extensive overlap of the bioacoustic data indicates that the two populations are closely related. On the basis of the discriminatory ability found in behavioral tests of the tree frogs *Hyla savigny* and *H. meridionalis* (Brzoska et al. 1982; Schneider 1982; Schneider et al. 1984), the slight differences between the mating calls of the lake frogs in Tunisia and Spain would not be expected to suffice for auditory discrimination.

The territorial calls 1, 2 and 3 described for *R. perezi* in Spain (Schneider & Steinwarz 1990) are also given, in a very similar form, by the lake frogs in Tunisia. Slight quantitative differences can be discerned for territorial call 1, in that the amplitude has reached its maximum by the second to fourth pulse in the calls of the population in Spain, whereas in those of the frogs in Tunisia the maximum is generally shifted

Table 3A, B: Discriminant analysis of the mating call of *R, perezi* in Tunisia and Spain.

A. Significance levels (5 degrees of freedom)

Eigen-value	Canonical Correlation	Wilks Lamda	Chi-Squared	P
0.5745	0.6041	0.6351	115.98	$\ll 0.001$

B. Success rate (%) of discrimination classification

Actual group	Predicted group (count, percentage) Tunisia		Spain	
Tunisia	43	72.88	16	27.12
Spain	38	18.91	163	81.09

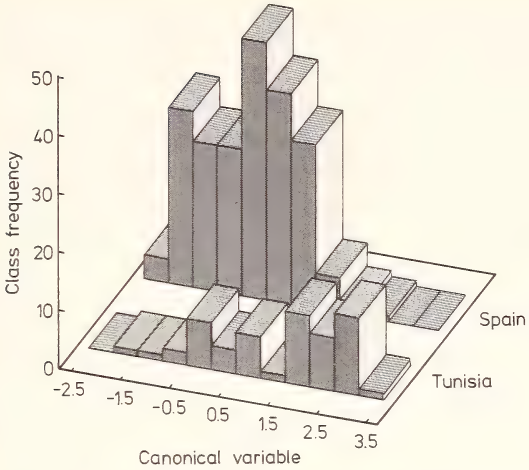


Fig. 5: Discriminant analysis of the mating calls of the lake frogs in Tunisia and Spain. The group centroid values are 1.3936 for the calls from Tunisia and —0.4091 for those from Spain.

toward the middle of the call. The short high-frequency call often given by the frogs in Tunisia was not documented for the populations in Los Palacios (southern Spain), but it can be heard in tape recordings from other parts of Spain (Lenné unpublished).

Distribution: *R. perezi* is widely distributed and common in Tunisia. During the observation period *R. perezi* was the only species of water frogs that was calling. A total of 24 habitats were mapped.

The range within the country is disjunct. The northern Tunisian mountains and the basin of Tunis provide *R. perezi* with many natural habitats. The annual precipitation is high enough that rivers, brooks and ponds contain water all year. In addition, anthropogenic biotopes offer suitable habitats such as man-made watering places and ponds in the vicinity of reservoirs or ditches along roads. In the central Tunisian steppe and in the Sahel there are no natural habitats, because the balance between precipitation and evaporation is not such as to sustain perennial bodies of water. In the agricultural regions crops such as halfa grass and olive trees are grown, which do not ordinarily require a constant supply of water by way of irrigation ditches and reservoirs. The few bodies of water found in the vicinity of Sousse and Sfax (small queds, watering places, ditches) were almost always severely eutrophic or polluted. In the middle part of Tunisia, therefore, *R. perezi* was documented at only one site. Southern Tunisia is characterized by very low precipitation, and hence by a nearly complete absence of perennial bodies of water. However, the oases provide many anthropogenic habitats for lake frogs. As a consequence, the distribution of *R. perezi* in southern Tunisia is largely synanthropic. Here the species occupies irrigation ditches, water reservoirs and distribution channels, and ponds constructed as watering places. In the surroundings of Gabès and Medenine *R. perezi* also lives in the few water-containing queds. There is no habitat for lake frogs in the barren highlands of the Dahar, in the extensive saline lakes or in the sanddune desert of the

Grand Erg Oriental (Sahara). It remains to be determined whether *R. perezi* also occupies oases further out in the Sahara. It seems possible that they do, in view of the severely isolated habitats in which *R. perezi* can be found even in Tunisia.

Taxonomy: A large amount of data is available for the water frogs in North Africa, and some are inconsistent. From finds in the oases El Golea, Igosten and In-Salah in Algeria, Boulenger (1913) described *Rana esculenta* var. *saharica*. The snout-vent length of the males is between 71 and 80 mm, less than the values found for *R. ridibunda*, and the tibiae are also shorter. The coloration is olive, and dark spots and a light line along the back may be present or absent. According to Boulenger, there is a strong similarity between *R. esculenta* var. *saharica* and an Iranian variety of *R. ridibunda*, the varietas *susana* (Boulenger 1905). On the basis of morphometric studies of water frogs, Terentjev (1927) assigned all *R. ridibunda*-like forms with short tibiae — including the var. *susana* — to *R. ridibunda saharica*. Cherbak (1960) adopted this view and reported a range of distribution for *R. ridibunda saharica* that extends from Lybia across Egypt, Iraq, Iran and Afghanistan to the Indus, bounded in the north by Azerbaijan and the Caspian Sea. Eiselt & Schmidtler (1973) included in their comprehensive morphometric analyses the specimen of *R. ridibunda saharica* collected in Algeria by Boulenger. According to their results, the values for *R. ridibunda susana* lie within the range of variation of *R. ridibunda*. They drew the taxonomic conclusion that *R. r. susana* should be synonymized with *R. r. ridibunda*. They also regarded *R. ridibunda saharica* as an extreme expression of graded tendencies within *R. ridibunda*, but argued that it should be retained as a subspecies, not least because of the insularity of its occurrence.

From Nigeria (the Bilma oasis) Angel (1936) described the form *R. esculenta bilmaensis*. He characterized it by short hindlegs and by the absence of ankle processes and of dorsal glandular ridges. Böhme (1978) demonstrated the synonymy of this form with *Dicroglossus occipitalis*. He also casted doubt on the validity of the *R. ridibunda riodeoroi* described by Salvador & Peris (1975) from the Rio de Oro region. According to the description of this subspecies, based on only four specimens, its main difference from *R. perezi* lies in the absence of a light line along the back. A new species *R. zavattari* described by Scortecci (1936) in Libya was synonymized with *R. r. saharica* by Eiselt & Schmidtler (1973).

Uzzell (1982) carried out immunological comparisons of the western Palaearctic water frogs and came to the conclusion that *R. perezi* and "*R. 'saharica'*" are closely related immunologically. In an albumin phenogram he placed "*R. 'saharica'*" in closer kinship with *R. perezi* than with *R. ridibunda*, but he stated that the systematic status of "*R. 'saharica'*" was still uncertain.

Günther (1990, 1991) considered "*R. saharica*" a true species and indicated the northwestern part of Africa as the range of distribution, including Tunisia.

Given the finding that *R. perezi* inhabits Tunisia, it seems likely that the range of this species also extends to Algeria and Morocco and it might be identical to Boulenger's varietas *saharica*. However, the results of Hemmer et al. (1980) contradict this interpretation. Comparing the patterns of plasma proteins and the DNA content of the erythrocytes in water frogs from Algeria and Morocco, Hemmer et al. (1980) found differences from which they concluded that two forms of water frogs occur in these countries and that they hybridize with one another. This conclusion implies the possible existence of two species of water frogs in these regions. The animals tested by Hemmer et al. (1980) were obtained from several sites, but the total number was small. The situation can easily be examined by means of the bioacoustic method.

Now that *R. perezi* has been demonstrated to occur in Tunisia, the range of distribution of this species must be re-evaluated. The Iberian peninsula and southern France, previously considered the main region inhabited by this species, probably represent only the northern part of the range of *R. perezi*, while the northwestern region of Africa most likely constitutes the major part of its range. The situation is presumably like that found for *Hyla meridionalis*. That is, according to Schneider (1968), the Mediterranean tree frogs living on the Iberian peninsula and in France belong to a species complex native to Africa. Moreover, very recent bioacoustic analyses have shown that in northeastern Africa (Nile delta), in Israel and in western Turkey lake frogs occur that differ distinctly from the typical form of *R. ridibunda* and have a close systematic relationship to *R. perezi* (Schneider & Sinsch in press).

Acknowledgements

The authors thank Mrs. U. Dung, Mrs. M. Hoffmann and Mrs. M. Schlich for technical assistance.

Zusammenfassung

Nach den Ergebnissen umfangreicher bioakustischer Untersuchungen kommt in Tunesien *Rana perezi* vor. Mit Hilfe von Rufanalysen war es weiter möglich, die Verbreitung dieser Art in den verschiedenen Naturräumen des Landes zu ermitteln. Paarungsrufe und Revierrufe werden vorgestellt und mit den entsprechenden Rufen einer Population von *R. perezi* in Spanien verglichen.

Literature

Akef, M. S. A. & H. Schneider (1989): The eastern form of *Rana ridibunda* (Anura: Ranidae) inhabits the Nile delta. — Zool. Anz. 223: 129—138.

Angel, F. (1936): Sur quelques formes nouvelles de reptiles et de batraciens du Sahel Central. — Bull. Soc. zool. Fr. 61: 273—277.

Böhme, W. (1978): Die Identität von *Rana esculenta bilmaensis* Angel, 1936, aus der südlichen Sahara. — Revue suisse Zool. 85: 641—644.

Boulenger, G. A. (1905): On remarkable specimens of *Rana esculenta* from south western Persia. — Ann. Mag. nat. Hist. 16: 552.

Boulenger, G. A. (1913): Description of *Rana esculenta*, var. *saharica*. — In: Expedition to the central western Sahara. Eds. E. Hartert, V. Reptiles and batrachians. Novit. zool. 20: 76—84.

Brzoska, J., H. Schneider & E. Nevo (1982): Territorial behavior and vocal response in male *Hyla arborea savignyi* (Amphibia: Anura). — Israel J. Zool. 31: 27—37.

Cherbak, N. N. (1960): Zemnovodnye i presmykajuschtschiesja Kryma. Kiev, 240 pp.

Eiselt, J. & J. F. Schmidtler (1973): Froschlurche aus dem Iran unter Berücksichtigung außeriranischer Populationsgruppen. — Annln naturh. Mus. Wien 77: 181—243.

Graf, J. D., F. Karch & M.-C. Moreillon (1977): Biochemical variation in the *Rana esculenta* complex: a new hybrid form related to *Rana perezi* and *Rana ridibunda*. — Experientia 33: 1582—1584.

Günther, R. (1969): Paarungsrufe und reproduktive Isolationsmechanismen bei europäischen Anuren der Gattung *Rana* (Amphibia). — Forma Functio 1: 263—284.

Günther, R. (1990): Die Wasserfrösche Europas (Anura — Froschlurche). — A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt: 288 pp.

Günther, R. (1991): Europäische Wasserfrösche (Anura, Ranidae) und biologisches Artkonzept. — Mitt. zool. Mus. Berlin 67: 39—53.

Hemmer, H. (1973): Das Serumeiweißbild von *Rana ridibunda perezi* im Rahmen des *Rana esculenta-lessonae-ridibunda*-Komplexes (Salientia, Ranidae). — Salamandra 9: 168—172.

Hemmer, H., A. Konrad & K. Bachmann (1980): Hybridization within the *Rana ridibunda* complex of North Africa. — Amphibia — Reptilia 1: 41—48.

Köhler, M. (1983): Tunesien. Reise-Handbuch. Köln (DuMont), 406 pp.

Kuhn, B. & H. Schneider (1984): Mating and territorial calls of the frog *Rana ridibunda* and their temperature-dependent variability. — Zool. Anz. 212: 273—305.

Mertens, R. & H. Wermuth (1960): Die Amphibien und Reptilien Europas. — Waldemar Kramer, Frankfurt am Main: 281 pp.

Nevo, E. & H. Schneider (1983): Structure and variation of *Rana ridibunda* mating call in Israel (Amphibia: Anura). — Israel J. Zool. 32: 45—60.

Radwan, N. M. M. & H. Schneider (1988): Social behaviour, call repertory and variation in the calls of the pool frog, *Rana lessonae* (Anura, Ranidae). — Amphibia — Reptilia 9: 329—351.

Salvador, A. & S. Peris (1975): Contribucion al estudio de la fauna herpetologica de Rio de Oro. — Bol. Est. Centr. Ecologia 4: 49—60.

Schneider, H. (1968): Bio-akustische Untersuchungen am Mittelmeerlaubfrosch. — Z. vergl. Physiol. 61: 369—385.

Schneider, H. (1973): Die Paarungsrufe einheimischer Ranidae (Anura, Amphibia). — Bonn. zool. Beitr. 24: 51—61.

Schneider, H. (1982): Phonotaxis bei Weibchen des Kanarischen Laubfrosches, *Hyla meridionalis*. — Zool. Anz. 208: 161—174.

Schneider, H. & T. S. Sofianidou (1985): The mating call of *Rana ridibunda* (Amphibia, Anura) in northern Greece as compared with those of Yugoslavian and Israeli populations: Proposal of a new subspecies. — Zool. Anz. 214: 309—319.

Schneider, H. & T. S. Sofianidou (1987): Hybrid types of water frogs living sympatrically with *Rana epeirotica* and *Rana ridibunda* in Greece. — Eds. J. J. van Gelder, H. Strijbosch and P. J. M. Bergers. Proc. 4th Meet. Soc. Europ. Herp., Nijmegen 1987: 347—352.

Schneider, H. & G. Joermann (1988): Mating calls of water frogs (Ranidae) from Lake Skutari, Yugoslavia, and the relationship to water frogs of other regions. — Z. Zool. Syst. EvolForsch. 26: 261—275.

Schneider, H. & E. M. Egiasarjan (1989): Bioacoustic investigations of lake frogs (Ranidae: *Rana ridibunda*) in Armenia as a contribution to the study of distribution of the eastern form. — Biol. J. Armenia 42: 926—935.

Schneider, H. & E. M. Egiasarjan (in press): The structure of the calls of lake frogs (*Rana ridibunda*: Amphibia) in the terra typica restricta. — Zool. Anz.

Schneider, H. & D. Steinwarz (1990): Mating call and territorial calls of the Spanish lake frog, *Rana perezi* (Ranidae, Amphibia). — Zool. Anz. 225: 265—277.

Schneider, H. & U. Sinsch (in press): Mating call variation in lake frogs referred to as *Rana ridibunda* Pallas, 1771: Taxonomic implications. — Z. Zool. Syst. EvolForsch.

Schneider, H., H. G. Tunner & W. Hödl (1979): Beitrag zur Kenntnis des Paarungsrufes von *Rana lessonae* Camerano, 1882 (Anura, Amphibia). — Zool. Anz. 202: 20—28.

Schneider, H., T. S. Sofianidou & P. Kyriakopoulou-Sklavounou (1984): Bioacoustic amd morphometric studies in water frogs (Genus *Rana*) of Lake Ioannina in Greece, and description of a new species (Anura, Amphibia). — Z. Zool. Syst. EvolForsch. 22: 349—366.

Schneider, H., E. Nevo, G. Heth, S. Simson & J. Brzoska (1984): Auditory discrimination tests of female Near Eastern tree frogs and reevaluation of the systematic position (Amphibia, Hylidae). — Zool. Anz. 213: 306—312.

Scortecci, G. (1936): Gli anfibi della Tripolitania. — Atti Soc. ital. Sci. nat. 74: 129—226.

Sofianidou, T. S. & H. Schneider (1989): Distribution range of the Epeirus frog *Rana epeirotica* (Amphibia: Anura) and the composition of the water frog populations in western Greece. — Zool. Anz. 223: 13—25.

Sofianidou, T. S., H. Schneider & B. Asimakopoulos (1987): Distribution of the

water frog *Rana epeirotica* (Amphibia, Anura) in Greece. — Eds. J. J. van Gelder, H. Strijbosch and P. J. M. Bergers. Proc. 4th Meet. Soc. Europ. Herp., Nijmegen 1987: 365—367.
Terentjev, P. V. (1927): Miscellanea Herpeto-Batrachologica. — Zool. Anz. 74: 82—88.
Tunner, H. G. (1970): Das Serumeiweißbild einheimischer Wasserfrösche und der Hybridcharacter von *Rana esculenta*. — Verh. dt. zool. Ges. Köln 64: 352—358.
Tunner, H. G. & T. Uzzell (1974): Das Serumalbumin bei *Rana ridibunda perezi* (Salientia, Ranidae). — Salamandra 10: 137—139.
Uzzell, T. (1982): Immunological relationship of western palearctic water frogs (Salientia: Ranidae). — Amphibia — Reptilia 3: 135—143.
Wahl, M. (1969): Untersuchungen zur Bio-Akustik des Wasserfrosches *Rana esculenta* (L.). — Oecologia 3: 14—55.

Prof. Dr. Hans Schneider, Dr. Dieter Steinwarz, Zoologisches Institut, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn 1, Federal Republic of Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 299—324	Bonn, November 1991

Brutpflegestrategien bei Belontiiden (Pisces, Anabantoidei)

Jörg Vierke

Abstract. Facts on spawn-protecting strategies on 27 Asiatic Labyrinthfish species (Family Belontiidae) are given and discussed. It is shown that species with a small number of eggs have bigger eggs and need more time for the development of the fry. Those species have developed reproductive strategies for increasing the chance of survival of the single descendant. The most important nine spawn-protecting strategies are presented: building of floating bubblenests (e. g. *Trichogaster*), hiding bubblenests and spawn (e. g. *Parosphromenus*), gathering the eggs into a compact pile (e. g. *Colisa chuna*), spawn clumps (e. g. *Trichopsis pumila*), forming pockets for the eggs by the bodies of the males (e. g. *Betta pugnax*) or by the pectoral fins of the females (e. g. *Betta bellica*), oral egg-brooding (e. g. *Betta picta*), mothers stand in for fathers' offspring care (e. g. *Betta splendens*), long-term care of young (*Belontia signata*), bigger females (e. g. *Trichopsis pumila*). In the family Belontiidae oral-brooding species typically live in running water. This strategy is (contrary to cichlids) not only necessary for hiding the offspring from predators, but also for preventing to be carried off. As convergent development several strategies of the same kind can be observed in different genera. Spawn-protecting strategies alone are not suitable for reconstructing phylogenetic trees. Different spawn-protecting strategies can come together and increase the result. Several strategies appear in statu nascendi. First signs of mouthbrooding appear in nonoral-brooding belontiid species at least three times. Splitting of the genus *Betta* is refused. Instead, the following species-groups are suggested: *splendens*-group, *pugnax*-group and *macrostoma*-group. The two last named groups only contain mouthbrooders. The *splendens*-group contains bubblenest-builders, but also the mouthbrooder *Betta foerschi*. Beside this species there are two others with first signs of oral-brooding (*Betta splendens* and *Betta tussyae*).

Key words. Labyrinthfish, Pisces, Belontiidae, *Betta*, taxonomy, behaviour, sociobiology, broodcare, mouthbrooder, bubblenest, spawn-protecting strategies.

Einleitung

Etwa 23 % der Fischarten betreuen und versorgen ihre Brut. Das geschieht auf sehr unterschiedliche Weise. Die Effektivität ihrer Brutpflege ist abhängig von der Art und Intensität der Versorgung. Logischerweise kann in gleichbleibend großen Populationen im Mittel jedes Elternpaar im Laufe seines Lebens letztendlich nur durch zwei Nachkommen ersetzt werden. Somit gibt die Eizahl direkt Aufschluß über die Effizienz der Brutpflege.

Die Familie der Belontiidae ist mit 51 bekannten Arten gut überschaubar. Die zu den Labyrinthfischen gehörenden Tiere aus Süd- und Südostasien zeigen trotz ihrer vergleichsweise geringen Artenzahl eine Vielzahl hochdifferenzierter Verhaltensweisen aus dem Brutpflegebereich, vermutlich mehr, als man bei der zahlenmäßig weit stärkeren Familie der Cichliden (Buntbarsche) finden könnte. Alle Belontiiden sind ausnahmslos Brutpfleger: 23 Arten versorgen ihren Laich an der Wasseroberfläche, 11 in Höhlen, und 17 Arten sind Maulbrüter. Es gibt Übergänge zwischen allen diesen Gruppen, auch gattungsübergreifende Übergänge, die man als Konvergenzen zu deuten hat. Allein das Maulbrüten ist innerhalb der Belontiiden mindestens dreimal, wahrscheinlicher jedoch fünf- oder sechsmal unabhängig voneinander entstanden.

Sinn meiner Darstellung ist es, die biologischen Hintergründe der verschiedenen Brutpflegestrategien und ihre Zusammenhänge zu zeigen. Es ist in diesem Rahmen jedoch nicht möglich, sie in allen Einzelheiten zu beschreiben. Ich hatte im Verlauf der letzten Jahre vielfach Gelegenheit, diese in verschiedenen Zeitschriftenaufsätzen ausführlich in Bild und Text zu dokumentieren.

Material und Methode

In den Tabellen 1 und 2 sind Brutpflegedaten von 27 der derzeit bekannten 51 Arten aufgeführt. Darüber hinaus habe ich weitere 8 Arten gehalten und 5 von ihnen im Aquarium gezüchtet. Nur die wenigsten Arten gehören zum Sortiment des Zoohandels. Viele habe ich erst nach jahrelanger Suche bei Zoohändlern, Aquarienliebhabern aus der „Internationalen Gemeinschaft für Labyrinthfische" oder durch eigene Nachsuche in ihren Heimatländern bekommen können. Oft waren es nur einzelne Paare. Die restlichen Arten sind nur ausnahmsweise oder noch nie lebend nach Europa gekommen. Leider ist es bei einigen Arten, die als Wildfänge leicht zu züchten sind, ausgesprochen schwer, wenn nicht unmöglich, sie in der F1-Generation weiterzuzüchten.

Die Fische wurden in Aquarien gehalten und zur Zucht in aller Regel paarweise in gut bepflanzten Becken angesetzt. Die Beleuchtungsdauer wurde über eine Schaltuhr geregelt und lag bei täglich 12 bis 13 Stunden. Die Becken enthielten außer Regelheizern keine weiteren technischen Apparate. Um die Tiere in Laichstimmung zu bringen, wurden sie ausgiebig mit lebendem Tümpelfutter ernährt. Einige Arten brauchten besonders weiches Wasser. Ich gewann es in der Regel durch Vermischen von Leitungswasser mit Regenwasser. Die ältesten Daten in den Tabellen 1 und 2 wurden vor über 15 Jahren ermittelt. Es war nur schwer möglich, die Bedingungen über die ganze Zeit hinweg einigermaßen konstant zu halten. Das betrifft die chemischen Parameter, Fütterung und manches mehr. Vor allem ließen jedoch die unterschiedlichen ökologischen Ansprüche der Arten nur in gewissen Grenzen Standardisierungen zu!

So gesehen müssen die Zahlenangaben als Näherungswerte genommen werden. Kurz nach der Eiabgabe nehmen die Eier Wasser auf. Nach spätestens 15 Minuten hat sich ihr Durchmesser auf ein endgültiges Maß erhöht. Erst dann wurde der Gesamtdurchmesser (mit Perivitellum) ausgemessen. Diese Daten sind offenbar auch vom Härtegrad des Wassers abhängig. Bei meinen Messungen lag er zwischen 6 und 14° dGH. Die in der Tabelle beim Eidurchmesser eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf das Ei ohne Perivitellum.

Die Schwierigkeiten, die Tiere zu erhalten, sie zur Fortpflanzung zu bringen und dabei zu beobachten, bedingten, daß es sich bei einigen hier vorgestellten Resultaten um Einzelergebnisse handelt. In einigen Fällen gelang es nur ein einziges Mal, die Tiere zur Fortpflanzung zu bringen. Eine statistische Absicherung vieler Werte ist daher nicht möglich. In der Regel wurden jedoch mindesten zwei verschiedene Elternpaare und deren Nachkommen untersucht. Aus jedem Gelege wurden etwa 5 bis 10 Eier für die mikroskopische Vermessung entnommen. Diese Daten sowie die Schlupftermine waren vergleichsweise exakt zu ermitteln. Das Freischwimmen der Jungen kann sich individuell über einen längeren Zeitraum hinziehen, daher dort die relativ vagen Angaben.

Die Eizahl pro Gelege wurde so weit wie möglich ausgezählt. Bei vielen Arten war das jedoch nicht möglich, denn die Eier werden oft so in den Blasen eines Schaumnestes untergebracht, daß selbst das Schätzen schwer ist. Zumeist richtete ich mich beim Schätzen nach der Zahl der gerade freischwimmenden Larven. Am einfachsten könnte man die Eizahl ermitteln, wenn man ein laichreifes Weibchen seziert. Das ist in Einzelfällen geschehen, mußte wegen der Rarität vieler Fische aber unterbleiben. Auch sind solche Ergebnisse nur unter dem Vorbehalt mit den anderen Werten zu vergleichen, daß die Weibchen wirklich ihren gesamten Laichvorrat abgeben.

Den Schlupfdaten und den Daten zum Freischwimmen der Brut sind die jeweiligen Temperaturen, bei denen sie ermittel wurden, beigefügt. Daß gerade die Temperatur für die Beurteilung der Werte wichtig ist, können bei *Belontia signata* angestellte Vergleichsmessungen belegen.

Bei 28 ° C schlüpfen die Larven nach 30 Stunden, nach 70 Stunden sind ihre Augen voll ausgebildet, und nach etwa 90 Stunden nehmen sie ihre normale Körperlage ein, sie schwimmen frei. Bei einer Vergleichstemperatur von 22 ° C brauchen die Larven bis zum Schlüpfen 45 Stunden und die Augenentwicklung 115 Stunden. Das Freischwimmen erreichen bei solch niedrigen Temperaturen gehaltene Larven nicht.

Die gerade im Temperaturbereich wünschenswerte Standardisierung war nur in Grenzen möglich. Die Temperaturen lagen bis auf wenige Ausnahmen zwischen 25 und 28 ° C. Daß aber oft auch stark auseinanderfallende Werte aussagekräftig sein können, zeigt ein Vergleich der Daten von *Parosphromenus deissneri* und *P. nagyi.* Gerade die bei vergleichsweise hohen Temperaturen gezogenen *deissneri* brauchten wegen ihrer auffallend großen Eier trotz der eigentlich entwicklungsbeschleunigenden Temperatur deutlich längere Entwicklungszeiten als die *nagyi.*

Die Tabellen 1 und 2 enthalten nur Werte, die ich selbst ermittelt habe. Ich habe darauf verzichtet, Lücken durch Angaben aus der Literatur zu füllen, da sie teilweise je nach Beobachter sehr differieren. Wo es angebracht erschien, bin ich jedoch im Text auf solche Angaben eingegangen.

Ergebnisse

Im Bereich der Belontiiden kann man zwei Arten-Gruppen unterscheiden: die eine produziert und versorgt Eier und Larven, die leichter als Wasser sind (Schwimmeier-Typen), die andere schwerere Brut (Sinkeiertypen). Die evolutiven Zusammenhänge habe ich in einer früheren Arbeit dargelegt (Vierke 1975). Die Tabellen 1 und 2 führen, nach diesen beiden Gruppen gesondert, einige wichtige Parameter auf, die mit der Brutpflege zusammenhängen. Die Reihenfolge der Gattungen richtet sich in der Tabelle nach der mittleren Eigröße. Entsprechend habe ich innerhalb der jeweiligen Gattungen die einzelnen Arten angeordnet.

Schon ein erster Blick zeigt die Zusammenhänge zwischen Eigröße und der Entwicklungsgeschwindigkeit der Brut (Daten zum Schlupf und zum Freischwimmen). Größere Eier brauchen länger zur Entwicklung. Weibchen vergleichbarer Körpergröße können aus naheliegenden Gründen nur größere Eier produzieren, wenn das auf Kosten von deren Zahl geht. Da die Zahl der Eier andererseits ein Hinweis auf deren Gefährdung ist, müssen Arten mit geringeren Eizahlen ihre Brut besonders intensiv pflegen, sie haben spezielle Brutpflegestrategien entwickelt. Im Hinblick darauf, daß diese Strategien (im engeren Sinne) eher den seltenen und stark eingenischten Arten zuzuordnen sind, möchte ich nicht von fortschrittlicheren Strategien sprechen, jedoch von fortgeschritteneren.

Eine „Brutpflegestrategie" basiert auf genetisch fixiertem Verhalten, das das Überleben der Brut sichert, ebenso aber auch auf den damit zusammenhängenden körperlichen Strukturen (z. B. Bau der Mundhöhle bei den Maulbrütern). Im weiteren Sinn verfolgt jede brutpflegende Art erfolgreich eine Strategie. Auch die Erzeugung sehr vieler, vergleichsweise kleiner Eier ist natürlich eine erfolgreiche Strategie, das Überleben der Art wird dadurch gewährleistet. Am eindrucksvollsten wird das dadurch bewiesen, daß gerade die besonders häufig vorkommenden Arten (*Trichogaster*-Arten, die meisten *Colisa*-Arten) diese Strategie verfolgen. Als „Brutpflegestrategien im engeren Sinne" möchte ich hier jedoch evolutive Lösungen verstehen, die die Überlebenschancen des einzelnen Nachkommen vergrößern. Je geringer die Eizahl, desto erfolgreicher ist eine so verstandene Brutpflegestrategie.

Noch eine Anmerkung zu den Tabellen: die Anzahl der Eier pro Laichphase (das entspricht einem vollständigen „Gelege") ist natürlich nur ein Hinweis auf die Zahl der Eier, die ein Weibchen im Verlauf seines Lebens erzeugt. Hier wären genauere Angaben darüber erwünscht, wie oft ein Weibchen durchschnittlich zur Brut kommt. Solche Werte wären im vorliegenden Zusammenhang aussagekräftiger. Hierzu wären aber umfangreiche Freilanduntersuchungen nötig, die auch auf längere Sicht nicht möglich sein werden.

Abb. 1 veranschaulicht die Beziehung zwischen Eidurchmesser und der Entwicklungszeit bis zum Schlupf, Abb. 2 zwischen Eidurchmesser und dem Datum des Freischwimmens der Brut. Man erkennt, daß es zwischen den Formen mit Schwimmeiern (Ziffern 1–9) und den Formen mit Sinkeiern (10–27) keinen grundsätzlichen Bruch gibt. Dagegen fällt auf, daß *Belontia signata* (9) in beiden Diagrammen herausfällt.

Formen mit Schwimmeiern

Ein Vergleich der erstangeführten Gattung (*Trichogaster*) und der letztangeführten (*Belontia*) zeigt, daß *Belontia* mit einem Zehntel der Eier auskommt, die die gleichgroßen *Trichogaster* erzeugen. Auch die *Trichogaster*-Arten, als die in dieser Hinsicht ursprünglichsten unter den Belontiiden, sind bereits fortgeschritten, wenn man sie mit den ebenfalls schaumnestbauenden asiatischen Buschfisch-Verwandten (*Ctenopoma*) aus der Familie Anabantidae vergleicht (Eigröße!). *Belontia signata* jedoch ist weit fortgeschrittener. Die Väter bauen nur noch ein rudimentäres Schaumnest und versorgen ihren Laich stattdessen haufenartig zusammengefaßt. In Notsituationen

Tabelle 1: Brutdaten für Belontiiden mit Schwimmeiern.

Art	Weibchen SL (mm)	Eizahl pro Laichphase	Ei ∅ in mm mit Eihülle (ohne Eihülle)	Schlupfzeit Std.	(° C)	Freischwimmen Tag	(° C)
1 *Trichogaster microlepsis* (Günther, 1861)	150	1000–4000	0,8 –0,9 (0,7 –0,8)	23–24	(31)	2.–3.	(30)
2 *T. trichopterus* (Pallas, 1777)	130	500–3000	0,85–0,9 (0,7)	22–24	(28)	2.–3.	(28)
3 *Colisa labiosa* (Day, 1878)	80	400– 600	0,7 –0,8	22	(29)	2.–3.	(25)
4 *C. lalia* (Hamilton-Buchanan, 1822)	50	300– 500	0,7 –0,9	24–30	(25)	2.–3.	(25)
5 *C. chuna* (Hamilton-Buchanan, 1822)	45	200– 300	0,85–1,0	24	(26)	3.	(30)
6 *Macropodus opercularis* (Linné, 1758)	80	300–1000	0,8 –1,0 (0,6)	28	(28)	3.–4.	(26)
7 *M. ocellatus* Cantor, 1842	70	200– 500	1,0 –1,1 (0,7 –0,9)	32–35	(25)	4.	(25)
8 *Belontia hasselti* (Cuvier, 1831)	180	–	1,35–1,6 (1,4 –1,5)	ca. 30	(27)	4.	(27)
9 *B. signata* (Günther, 1861)	135	100– 400	1,8	28–32	(28)	4.	(28)
zum Vergleich:							
Ctenopoma nanum Günther, 1896	65	–	0,6 –0,7	ca. 24	(24)	3.	(24)
C. fasciolatum (Boulenger, 1899)	70	–	0,7 –0,85 (0,5 –0,7)	26	(24)	3.	(24)

können sie ihn daher mit schnellen Schnappbewegungen ins Maul nehmen. Beide Eltern verteidigen nach dem Freischwimmen der Kleinen ein Revier an der Wasseroberfläche, in dem die Brut weitgehend geschützt heranwachsen kann. In den ersten Tagen nach dem Freischwimmen werden Jungtiere, die sich aus dem eigentlichen Nestbereich entfernen, vom Vater, vielfach aber auch von der Mutter, aufgeschnappt und im Revierzentrum wieder herausgelassen (Vierke 1976).

Die der gleichen Gattung angehörenden *B. hasselti* erzeugen etwas kleinere Eier. Damit korreliert eine höhere Eizahl: 100 bis 10 000(?) Eier nach Pfeiffer (1973), 500 bis 700 Jungfische nach Verfürth (1970). Die Brutpflege bei *hasselti* ist bisherigen Berichten zufolge alleinige Aufgabe des Männchens. Auch hier ist aber Klumpenbildung beobachtet worden (Verfürth 1970).

Tabelle 2: Brutdaten für Belontiiden mit Sinkeiern.

Art	Weibchen SL (mm)	Eizahl pro Laichphase	Ei ∅ in mm mit Eihülle (ohne Eihülle)	Schlupfzeit		Freischwimmen	
				Std.	(° C)	Tag	(° C)
10 *Pseudosphromenus dayi* (Köhler, 1908)	65	300−450	0,8 −1,0	30	(28)	3.	(26)
11 *P. cupanus* (Cuvier & Valenciennes, 1831)	70	300−420	1,0 −1,2	35	(25)	3.	(25)
12 *Trichopsis pumila* (Arnold, 1936)	45	100−300	0,8 −1,0	42−46	(27)	5.	(26)
13 *Malpulutta kretseri* Deraniyagala, 1937	45	50−150	1,1 −1,3	45	(26)	6.	(26)
14 *Parosphromenus filamentosus* Vierke 1981	30	40−130	1,2	48	(25)	6.	(26)
15 *P. nagyi* Schaller, 1985	30	40− 90	1,2 −1,4 (0,9 −1,1)	60	(24)	6.	(25)
16 *P. harveyi* Brown, 1987	30	40− 80	1,4 −1,5 (0,9 −1,0)	—	(25)	6.−8.	(25)
17 *P. deissneri* Bleeker, 1859	36	60−120	1,5 −1,8 (1,1 −1,3)	70	(28)	8.	(25)
18 *Betta splendens* Regan, 1910	50	200−400	1,0 −1,3 (0,8 −1,0)	32−35	(29)	4.	(27)
19 *B. imbellis* Ladiges, 1975	40	130−160	1,0 −1,3 (0,9)	34	(26)	4.	(27)
20 *B. smaragdina* Ladiges, 1972	60	200−300	1,1 −1,3	35−38	(27)	4.	(27)
21 *B. bellica* Sauvage, 1884	90	200−300	1,25−1,4 (1,0 −1,2)	32	(28)	4.−5.	(28)
22 *B. tussyae* Schaller, 1985	45	40− 60	1,2 −1,4 (1,0 −1,2)	45	(25)	5.	(25)
23 *B. unimaculata* (Popta, 1906)	100	30−100	—	—		9.−10.	(25)
24 *B. picta* (Cuvier & Valenciennes, 1846)	45	20− 60	1,5	—		9.−12.	(26)
25 *B. climacura* Vierke, 1988	90	ca. 200	1,6 −1,7	—		—	
26 *B. pugnax* (Cantor, 1850)	95	30−100	1,8 −2,0 (1,5 −1,8)	—		12.−15.	(25)
27 *B. taeniata* Regan, 1910	65	ca. 50	—	—		16.−17.	(25)

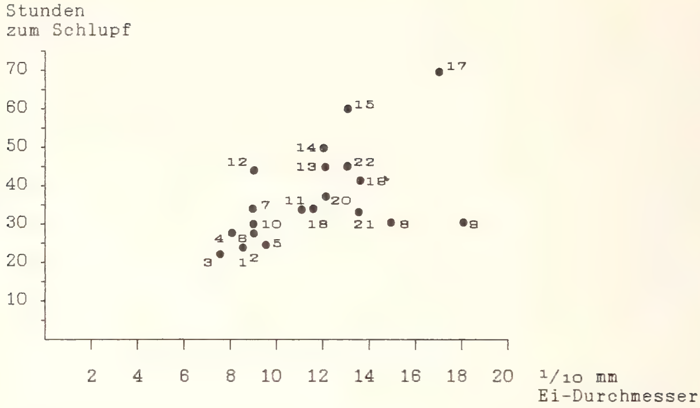


Abb. 1: Beziehung zwischen Eigröße und Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier (Mittelwerte). Die Zahlen beziehen sich auf die laufenden Nummern in der Tabelle.

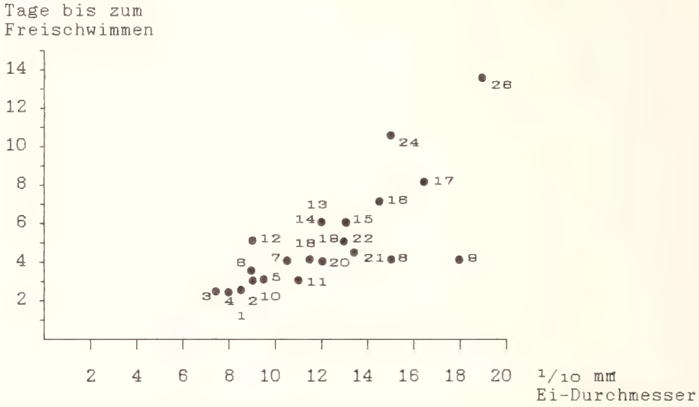


Abb. 2: Beziehungen zwischen Eigröße und dem Zeitpunkt des Freischwimmens (Werte gemittelt). Die Zahlen beziehen sich auf die laufenden Nummern in der Tabelle.

Innerhalb der beiden Gattungen *Macropodus* und *Colisa* findet man jeweils bei einer Art ebenfalls die Strategie des Klumpenbildens: die Väter von *M. ocellatus* (früher *Macropodus chinensis*) und *C. chuna* (*C. sota*) lassen bald nach dem Ablaichen das Schaumnest zerfallen und pflegen den Laich stattdessen in Haufen.

Formen mit Sinkeiern

Die Spitzschwanzmakropoden (*Pseudosphromenus*-Arten) lassen sich — ihrer stammesgeschichtlichen Verwandtschaft entsprechend — auch im Hinblick auf Eigröße und Entwicklungsdaten zwanglos an die *Macropodus*-Arten anfügen. Damit der im Schaumnest untergebrachte Laich dort verbleibt, wird er eingespeichelt und an die Schaumblasen geklebt. Die *Pseudosphromenus*-Eier unterscheiden sich von denen

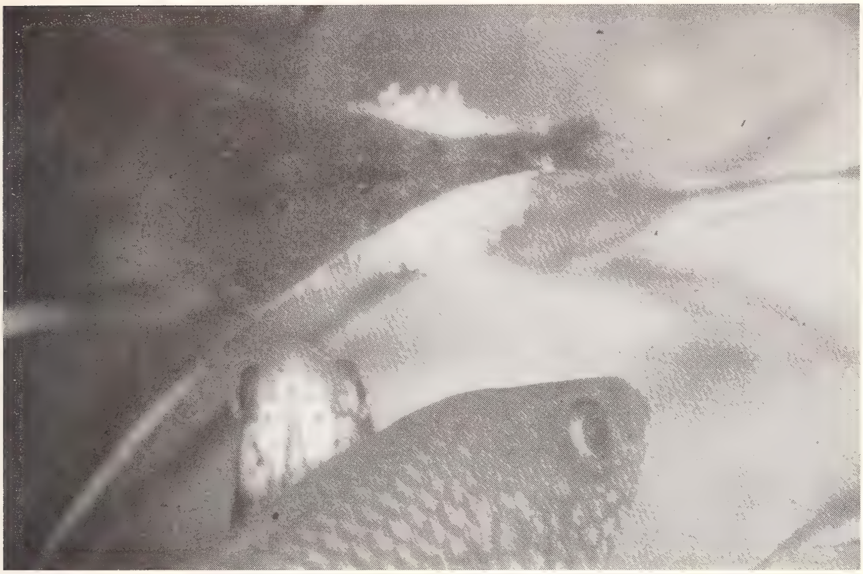


Abb. 3: Ein *Belontia signata* Paar ist gleichermaßen am Laich interessiert. Hier erkennbare Strategien: Laichklumpenbildung, Elternfamilie.

der Makropoden kaum in der Größe und den Daten zur Entwicklung, hingegen geringfügig in der Zahl. Unterschiede bestehen in der Färbung (klar durchsichtige Schwimmeier, trübweiße Sinkeier) und im spezifischen Gewicht. Die Eier der Spitzschwanzmakropoden sind schwerer als Wasser. Die Eltern führen ein sehr verstecktes Leben und errichten ihr Schaumnest vorzugsweise (nicht immer!) in einer Höhle, in deren Schutz sie sich paaren. Bei *cupanus* scheint sich das Weibchen mehr als bei *dayi* am Einsammeln der Eier mitzubeteiligen.

Trichopsis pumila ist ebenfalls ein Versteckbrüter, aber spezialisierter. Das riskante Paarungsstadium dauert bei *pumila* nur ca. 2 sec. (zum Vergleich *Pseudosphromenus cupanus* 12 bis 20 sec.). Die Eier werden als Paket abgegeben, das das Männchen umgehend mit einer einzigen Schnappbewegung aufnimmt (Vierke 1983). Im Gegensatz dazu müssen alle anderen Schaumnestbauer mit Sinkeiern die einzeln zu Boden rieselnden Eier mühsam und zeitraubend aufsammeln (Ausnahme *Betta bellica*).

Die Arten der Gattung *Parosphromenus* (Prachtzwergguramis) und die monotypische Gattung *Malpulutta* stehen sich im Verhalten und vermutlich auch abstammungsmäßig sehr nahe. Ihre Angehörigen sind sehr kleinbleibende, heimlich lebende Versteckbrüter. Sie bauen kleine Schaumnester in das Innere von Höhlen. Zur Paarung werden die Weibchen wie auch bei den anderen Arten vom Männchen umschlungen. Jedoch kommt am Ende des Paarungsvorganges das Männchen U-förmig nach unten zu liegen, so daß es mit seinem Körper und der Afterflosse den Laich auffangen kann. Das Männchen verharrt in dieser Position, bis das Weibchen den Laich von seinem Körper abgelesen hat. Hier sind es vorwiegend die Weibchen, die den Laich zum Nest bringen und dort an die Schaumblasen heften.

Bei aller Ähnlichkeit im Ablauf des Paarungsverhaltens in beiden Gattungen kommt dem Beobachter *Malpulutta* ursprünglicher vor: die Rolle des Weibchens in der Höhle scheint nicht sehr gefestigt. Ausgeprägte Beschwichtigungsgesten sind nötig (Vierke 1977). Dagegen beziehen laichwillige *Parosphromenus*-Weibchen die Höhle schon vor dem Ablaichen. Es ist dann Aufgabe des Männchens zu werben und sich dem Weibchen zu nähern (Vierke 1990). Auch sinkt das zur Paarungsschlinge verknotete *Malpulutta*-Paar häufig zu Boden und setzt dort die Paarung fort (Vierke 1977). Bei *Parosphromenus*-Arten habe ich das nur ausnahmsweise beobachtet. Sie bleiben die ganze Zeit direkt unter dem Schaumnest. Ferner ist die Gesamtdauer der Paarung bei *Malpulutta* unverhältnismäßig lang. Die Zeit vom Beginn der Umschlingung bis zum Ende der Starre des Männchens liegt zwischen 45 und 51 Sekunden. Bei *Parosphromenus* wird nur etwa die Hälfte der Zeit benötigt.

Innerhalb der Gattung *Parosphromenus* findet man auffallende Unterschiede in der Eigröße und den Entwicklungsdaten. Bei *deissneri* sucht auch die schon seit mehreren Tagen freischwimmende Brut immer noch regelmäßig ihre damalige Bruthöhle und den Vater auf.

Die artenreiche Gattung *Betta* (Kampffische) ist durch eine besondere Vielseitigkeit im Hinblick auf Brutpflegestrategien ausgezeichnet. Hier gibt es Schaumnester, die sich von den Spitzschwanz-Makropoden *Pseudosphromenus* kaum unterscheiden. Alle schaumnestbauenden Bettas brüten jedoch ausnahmslos direkt an der Wasseroberfläche. Von *splendens* ist bekannt, daß die Männchen in Gefahrensituationen den Laich so weit wie möglich im Maul verstauen und mit ihm den akuten Gefahrenbereich verlassen (Vierke 1984c). Minuten später geben sie ihn wieder ab. Man kann dieses Verhalten bereits als Vorstufe des Maulbrütens auffassen. Auch nach dem Freischwimmen der Brut können die Väter ihre Brut durch Vibrieren ihrer Brustflossen herbeirufen, sie mit dem Maul aufschnappen und an sichere Plätze bringen (Kühme 1961). Alle Brutpflegehandlungen können auch von den Weibchen übernommen werden, doch ist das nicht die Regel (Vierke 1972a).

Der Schaumnestbauer *Betta bellica* besitzt als Zusatz-Strategie die schon bei den Schwimmeierformen beschriebene Laichklumpenbildung. Außerdem wird hier, im Gegensatz zu allen bisher bekannten Schaumnestbauern mit Sinkeiern, beim Ablaichen verhindert, daß die Eier zum Boden rieseln. Das Weibchen hält den Laich in einer Tasche zusammen, die es aus seinen Brustflossen bildet, und verharrt so lange in einem Starrezustand, bis das Männchen den Laich von hier aufgesammelt hat (Vierke 1985a, 1989a).

Interessant ist hier *Betta tussyae*, eine *B. coccina* sehr nahestehende Art. Sie ist unter allen bisher untersuchten Schaumnestbauern bei *Betta* die am weitesten fortgeschrittene. Die Daten zur Eizahl und -größe, zum Schlupf und zum Freischwimmen der Brut belegen dies. Bei *B. tussyae* wurden Männchen beobachtet, die Eier und Larven über mehrere Stunden hinweg im Maul pflegten (Neugebauer 1990).

Typische Maulbrüter pflegen die Eier und die Larven bis zu ihrer Selbständigkeit im Kehlsack des Vaters. Die Form mit der ursprünglichsten Strategie dürfte innerhalb der Maulbrüter die in der Tabelle nicht aufgeführte Art *B. foerschi* Vierke, 1979 sein. Die erst kürzlich bekanntgewordenen Beobachtungen zum Paarungsverhalten der Art (Schmidt & Linke 1990) lassen erkennen, daß es sich hier um einen evolutiv ganz jungen Maulbrüter handelt. Die Umschlingung erfolgt so wie bei den Schaumnest-

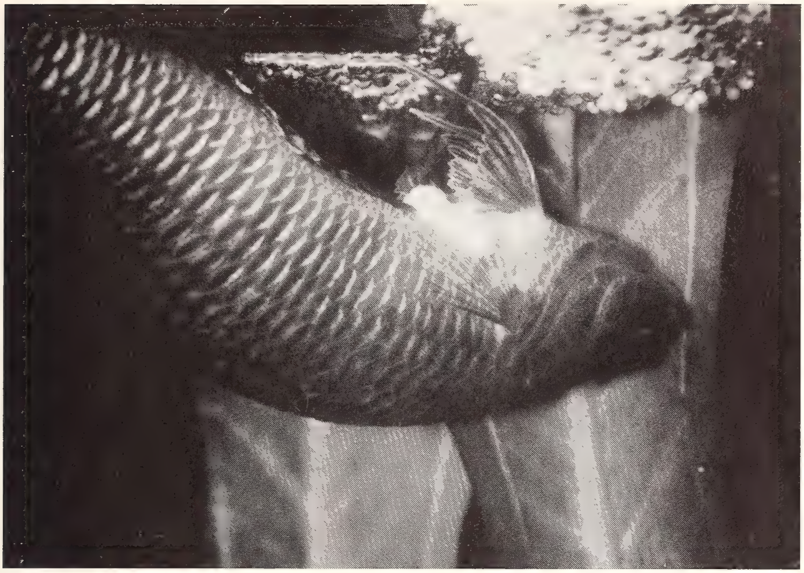


Abb. 4: Nach dem Ablaichen verharren die *Betta bellica* Weibchen in Rückenlage unter dem Nest und halten ihren gerade abgegebenen Laich mit ihren Brustflossen fest. Das Männchen kann ihn hier absammeln und dann im Nest deponieren.

bauern, jedoch sinkt das umschlungene Paar zu Boden. Bei der Eiablage fallen die Laichkörner neben die Fische. Das Männchen löst sich, wie sonst innerhalb der Bettas nur bei den Schaumnestbauern, zuerst aus der Paarungsstarre und sammelt den am Boden liegenden Laich ein. Gelegentlich hilft das Weibchen dabei, frißt aber offensichtlich auch einen Großteil der Laichkörner. Die Übergabe der restlichen Eier erfolgt indirekt. Das Weibchen spuckt den Laich in Richtung Wasseroberfläche, wie man es auch bei Schaumnestbauern beobachten kann (zum hier nicht mehr vorhandenen Schaumnest). Das Männchen sammelt die dann zu Boden rieselnden Eier auf. Nach 6 bis 10 Tagen Maulbrutpflege entläßt der Vater etwa 50 Junge.

Auch das Paarungsverhalten von *B. unimaculata* erscheint noch recht ursprünglich. Im Gegensatz zu *foerschi* kommt am Ende des Paarungsvorganges das Männchen jedoch U-förmig auf den Boden zu liegen. In die von seinem Körper gebildete Schale legt das immer noch vom Partner umklammerte Weibchen den Laich ab. Danach löst das Männchen seine Umklammerung, und das Weibchen begibt sich umgehend zur Wasseroberfläche, um Luft zu holen. Es kehrt erst nach geraumer Zeit wieder zum nächsten Paarungsakt zurück. In der Zwischenzeit streckt sich das wieder aktiv gewordene Männchen, die Laichkörner fallen zu Boden und werden dann von ihm aufgelesen. Interessanterweise sind die bei den ersten Laichakten erscheinenden Eier deutlich kleiner und auch durchsichtiger als die späteren. Die kleineren Eier werden gefressen und ermöglichen es dem Vater, die durch die Maulbrutpflege erzwungene Fastenzeit durchzustehen (Schmidt 1987).

Beim kleineren Maulbrüter *B. picta* hilft das Weibchen beim Sicherstellen des Laichs (Abb. 5). Sobald das Männchen seine Paarungs-Umklammerung lockert,

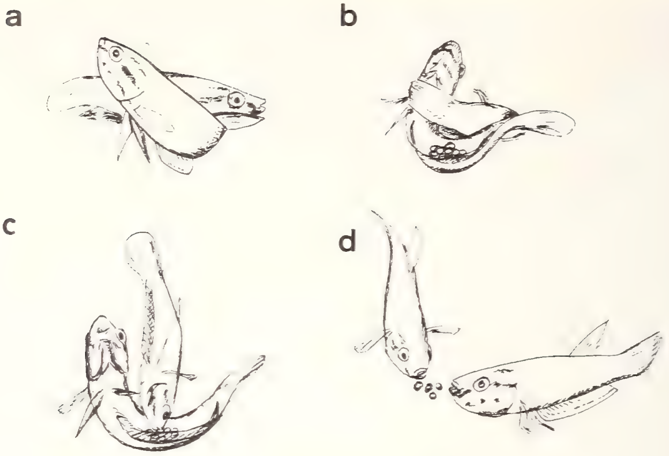


Abb. 5: Paarungsphasen beim Maulbrüter *Betta picta*.
a Nach einigen Umkreisungen schwimmt das Weibchen dem etwas größeren Männchen in die Flanke. Am Boden liegend umschließt das Männchen sein Weibchen.
b Direkt nach der Eiabgabe lockert das Männchen seine Umschlingung, bleibt aber weiterhin am Boden liegen. Der Laich liegt in seinem U-förmig gebogenen Körper wie in einer Schüssel.
c Während das Männchen in seiner Stellung verharrt, sammelt das Weibchen den Laich aus seiner Körperschüssel auf.
d Wenig später stellen sich die Partner Maul an Maul gegenüber. Das Weibchen spuckt den kurz vorher aufgesammelten Laich aus, das Männchen (rechts) schnappt ihn auf und behält ihn dann in seinem Kehlsack.

schwimmt das Weibchen heraus. Das Männchen verharrt aber noch weiterhin in einem starreähnlichen Zustand. Bei den schaumnestbauenden Bettas bleibt dagegen das Weibchen weitaus länger in der Paarungsstarre. Das aktiv gewordene *picta*-Weibchen sammelt nun die Laichkörner vom Körper des Männchens auf. Anschließend stellen sich die beiden Partner gegenüber auf. Dann spuckt das Weibchen die Eier einzeln oder in kleinen Gruppen dem Männchen zu, welches dann versucht, den Laich zu erschnappen. Diese Übung ist oft recht langwierig und zweifellos im Hinblick auf Laichräuber und Freßfeinde nicht ungefährlich.

Auch bei *picta* zeigt sich, daß das Männchen nicht alle Eier wirklich unterbringen kann. Nach Beendigung der Eiübergabe hat der Vater nicht nur einen prallgefüllten Kehlsack, sondern auch einen gefüllten Bauch (Vierke 1981 b). Die Sektion eines reifen Weibchens erbrachte 160 Eier. Eine derartig hohe Eizahl paßt nicht in den Kehlsack eines *picta*-Männchens. Allerdings ist gut vorstellbar, daß die Weibchen unter Freilandbedingungen kurz nacheinander mit mehreren Männchen ablaichen.

Möglicherweise handelt es sich ähnlich wie bei *unimaculata* bei der überhöhten Eizahl aber auch um den Teil einer Strategie. Gewiß überstehen die Väter die 9- bis 12tägige Fastenzeit bis zum Entlassen der Brut mit Nähreiern besser. *Picta*-Väter sollen auch ihre bereits entlassene Brut wieder zur Pflege aufnehmen, doch wurde das bisher nur in Ausnahmefällen beobachtet (Schmidt 1990).

Die vom Habitus ähnlichen *Betta taeniata* behalten ihre Brut deutlich länger im Maul. Das Ablaichen erfolgt ähnlich, jedoch ist die Übergabe des Laichs vom Weibchen zum Männchen weit perfektionierter (Vierke 1988d). Die Eier werden zwar auch zugespuckt, aber im Gegensatz zu *picta* ganz gezielt und auf allerkürzeste Entfernung (ca. 3 mm).

Im Hinblick auf die Eiübergabe gibt es noch eine weitergehende Entwicklung. Bei der hier nicht in Tabelle 2 aufgeführten Art *Betta macrostoma* erfolgt die Eiübergabe sogar direkt von Mund zu Mund. Hier dauert die Maulbrutpflege sogar 21 Tage, doch dienen auch bei dieser Art offenbar einige Eier als „Wegzehrung" für die maulbrütenden Männchen (Schulz 1985).

Die immer perfektioniertere Strategie bei den maulbrütenden *Betta*-Arten wird in Tabelle 2 durch die unterschiedlichen Eigrößen und Entwicklungszeiten deutlich. Auch die dort nicht angegebenen Durchschnittsgrößen (Gesamtlänge) der gerade freigelassenen Jungtiere unterstreichen diese Entwicklung: bei *unimaculata* messen sie 6 mm, bei *pugnax* 7 mm (6,7—7,3), bei *picta* (einer wesentlich kleineren Art!) 7 mm und bei *macrostoma* nach Schulz (1985) 7—9 mm.

Die Brutpflegestrategien

Oben hatte ich „Brutpflegestrategien im engeren Sinne" als evolutive Lösungen definiert, die die Überlebenschancen des einzelnen Nachkommen vergrößern. Hier sollen die wichtigsten der bei Belontiiden vorkommenden Strategien vorgestellt werden. Die Mehrzahl der Strategien wird innerhalb der Arten regelmäßig angewandt, wie Schaumnestbau, Maulbrüten, Klumpenbildung und manches andere. Einige Strategien sind aber keinesfalls regelmäßig zu beobachten, wie beispielsweise die erstmals von Kühme (1961) beschriebene Strategie des Jungeeinsammelns bei *Betta splendens* oder das von Schmidt (1990) beschriebene Wiederaufnehmen von Maulbrüterjungen bei *B. picta*. In den meisten Fällen ist es direkt einsichtig, inwiefern bestimmte Verhaltensweisen dem Schutz der Brut (z. B. vor dem Verdriften oder vor Freßfeinden) dienen.

1. Schaumnestbau an der Wasseroberfläche: Da Fische dieses Fortpflanzungstyps innerhalb der Belontiiden zu den Arten mit der größten Eizahl und den kleinsten Eiern gehören, kann man diese Strategie als weniger fortgeschritten betrachten. Jedoch ist der Schaumnestbau im Vergleich zu anderen Labyrinthfischen, die ihren Laich nicht betreuen (*Helostoma*, *Anabas*, viele *Ctenopoma*-Arten), durchaus eine Brutpflegestrategie im engeren Sinne.

Natürlich ist gerade in warmen Gewässern die Versorgung der Brut mit Sauerstoff wichtig (Roberts 1972). Man sieht das gut beim Knurrenden Gurami (*Trichopsis vittata*), der sein Schaumnest zunächst bevorzugt in einem Höhlenversteck anlegt, hier ablaicht und die Eier pflegt. Mit dem Schlüpfen der Brut werden die Larven jedoch in ein dann extra am Wasserspiegel errichtetes Schaumnest umquartiert. Offenbar benötigen die Larven mehr Sauerstoff für ihre Entwicklung als die Eier.

Andererseits wird aber gerade bei den Arten, deren Eier leichter als Wasser sind, klar, daß das Schaumnest in erster Linie die Funktion hat, den Laich zusammenzuhalten. Gleichzeitig dient das Schaumnest auch dazu, das Gelege an aus dem Wasser herausragenden Pflanzenteilen (z. B. Reispflanzen) zu verankern. Das gilt auch für die Formen mit schwereren Eiern wie *Trichopsis* und *Betta*, für die das Schaumnest darüber hinaus eine Floßfunktion übernimmt. Andere verschiedentlich diskutierte Aufgaben der Schaumnester (antibakterielle Wirkung des Schaums, optisches Zentrum des Laichreviers) einschließlich der oben erwähnten Versorgung der Brut mit Sauerstoff, treten dagegen in den Hintergrund.

Auch unter den Schaumnestbauern gibt es deutliche Unterschiede in der Art und der Intensität der Brutbetreuung. Bei den Sinkei-Formen muß der Vater, oft zusammen mit der Mutter, dafür sorgen, daß die Laichkörner ins Nest gebracht und an die Schaumblasen geklebt werden. Bei den Schwimmei-Formen steigt der Laich von selbst nach oben in das Schaumnest. Einige Arten (z. B. *Colisa labiosa*) lassen es dabei bewenden, andere (z. B. der Zwergfadenfisch *Colisa lalia*) sammeln abgedriftete Laichkörner einzeln wieder ein. Diese Unterschiede im Verhalten erklären sich leicht durch den verschiedenen Bau des Nestes. *C. labiosa* hat, wie auch *fasciata* und verschiedene andere Labyrinthfische, ein nur aus wenigen Schaumlagen bestehendes, sehr lockeres Schaumnest, das jedoch eine weite Fläche am Wasserspiegel einnimmt. Daher landen alle der nach dem Laichen nach oben schwebenden Eier im Nestbereich. Der Durchmesser des mit Pflanzen durchsetzten und sehr kompakten Nestes des *C. lalia* ist dagegen selten größer als 6 cm. Hier ist es notwendig, einen großen Teil des Laichs einzusammeln, wenn er im Nest zusammengehalten werden soll.

Die kleinen, oft glasklaren Eier sind zwischen den Schaumblasen nur schwer zu finden. Daher bedienen sich einige Arten einer besonderen Zusatz-Strategie, die ich als „Laichspucken" bezeichnet habe (Vierke 1973). Die Männchen stellen sich nach dem Ablaichen an den Wasserspiegel und spucken Wassertropfen in die Luft. Die ins Schaumnest gefallenen Spucktropfen reißen die zwischen den Blasen enthaltenen Eier in tiefere Wasserschichten, wo sie durch ihre Bewegung jetzt leichter aufgefunden und eingesammelt werden können. Man sieht dieses keinesfalls immer auftretende Verhalten besonders bei *Colisa chuna*, *Trichogaster trichopterus* und *Macropodus opercularis*.

Unter den Schaumnestbauern gibt es zwei Arten (*Colisa lalia* und *Trichogaster microlepis*), die ihr Schaumnest regelmäßig mit Pflanzenteilen ausbauen. Das Pflanzenmaterial gibt dem Nest nicht nur zusätzliche Festigkeit, sondern dient als „Infusorienbrutkasten" zusätzlich auch der Bereitstellung von Nahrung für die Brut gleich nach dem Selbständigwerden.

2. Versteckbrüten: Einige Arten pflegen Laich und Larven ausschließlich oder bevorzugt in Höhlen. Es sind ausnahmslos Formen mit Sinkeiern. Sie legen unter dem Höhlendach vollständige oder auch nur rudimentäre Schaumnester an. Die Eier und die Larven werden vorzugsweise an diesen Blasen angeheftet, seltener auch an Festsubstraten. In der Natur befinden sich diese Höhlen wahrscheinlich vorwiegend unter Baumwurzeln, unter Blättern und in dichten Pflanzenbüscheln, im Aquarium werden gern auch Steinhöhlen angenommen.

Es gibt Arten und Gattungen, die ihre Nester allem Anschein nach immer in Höhlen oder unter Blättern anlegen (*Parosphromenus*-Arten) und andere, die auch an der Oberfläche Schaumnester bauen, wenn keine Höhlen zur Verfügung stehen (*Pseudosphromenus*-Arten). Dem Freilandbeobachter sind die versteckt angelegten Nester weit weniger offensichtlich als die Schwimmnester. Daher werden sie leicht übersehen (Padmanabhan 1955).

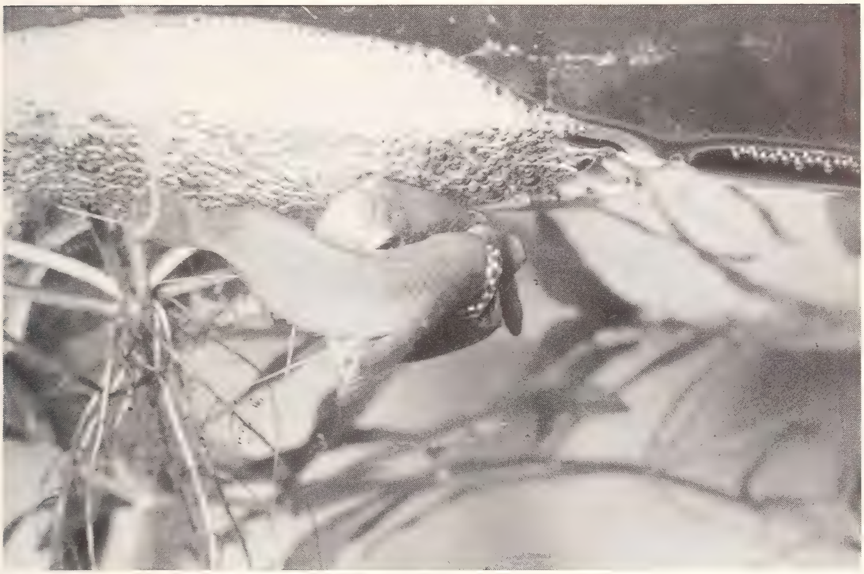


Abb. 6: Ein *Colisa lalia* Paar unter dem Schaumnest bei der Paarung. Links unter dem Schwanz des Weibchens ist ein Pulk Eier zu erkennen, der jetzt nach oben unter das Nest schweben wird.

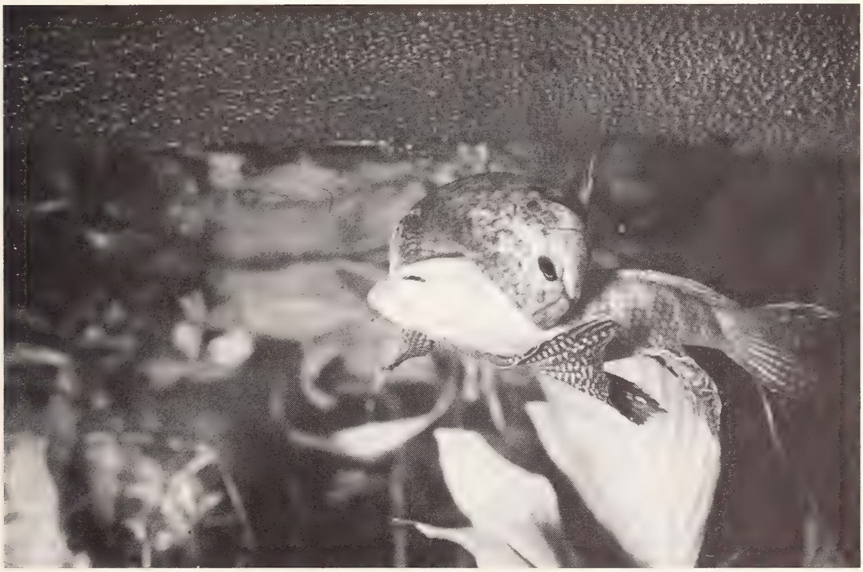


Abb. 7: Ein *Macropodus opercularis* Paar unter seinem weitflächigen Schaumnest beim Ablaichen.

Der Knurrende Gurami (*Trichopsis vittata*) laicht, wenn immer möglich, in Höhlen ab, pflegt dort auch den Laich, zieht dann aber mit den geschlüpften Larven zu einem am Wasserspiegel errichteten Schaumnest um.

3. Klumpenbildung: Arten aus verschiedenen Familien (*Macropodus ocellatus*, *Belontia signata*, *Colisa chuna*, *Betta bellica*, *Trichopsis pumila*) lassen bald nach dem Ablaichen ihr oft schon von vornherein unvollständiges Schaumnest zerfallen. Der Laich wird dann zu kompakten Haufen zusammengetragen. Die vom Speichelsekret umhüllten Eier kleben aneinander, müssen aber im Hinblick auf den notwendigen Gasaustausch ständig umgeschichtet werden. Diese Strategie erfordert permanenten Einsatz des Vaters. Sie hat sich sowohl bei Formen mit Schwimmeiern verwirklicht als auch bei Sinkei-Formen. Bei der letzteren Gruppe befinden sich allerdings immer noch einige Schaumblasen zwischen den Eiern (Floßfunktion). Die Klumpenbildung hat den Vorteil, daß so untergebrachter Laich besser versteckt und verteidigt werden kann (Vierke 1987a, 1989a).

4. Laichpakete: Fast alle Labyrinthfische geben Laichkörner ab, die sofort auseinanderfallen. Die *Trichopsis*-Arten geben ihren Laich dagegen als verklebten Klumpen ab. Beim Ablaichen wird er regelrecht aus der weiblichen Genitalöffnung herausgeschossen. Innerhalb von Sekundenbruchteilen schnappt das darauf schon wartende Männchen das gesamte Laichpaket und bringt es dann ins Nest (Vierke 1983). Daher werden sehr kurze Paarungszeiten möglich. Bei *T. pumila* dauert die Paarung vom Beginn der Umschlingung bis zur Aufnahme des Laichs im Mittel nur 2 Sekunden. Hierdurch wird es auch möglich, daß die Paarung nicht in unmittelbarer Nestnähe erfolgen muß. Das Nest kann daher in kleinsten Pflanzenbüscheln versteckt werden, unter denen eine Paarung nicht stattfinden könnte.

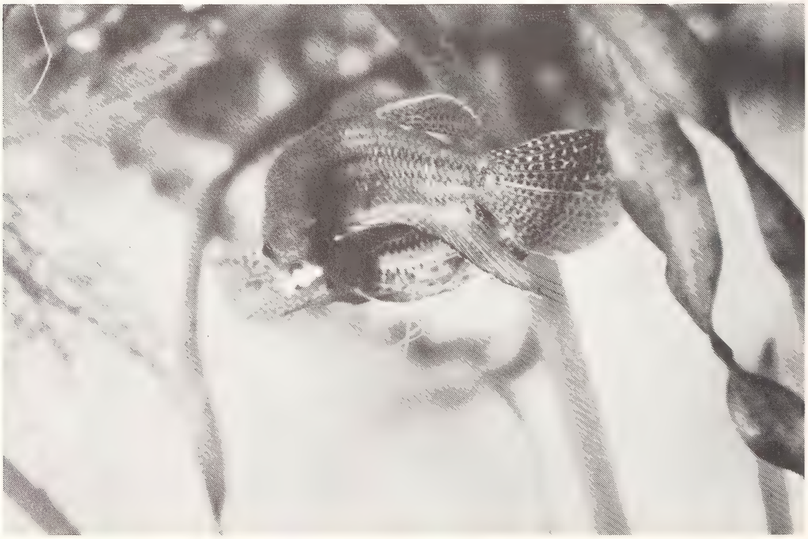


Abb. 8: *Trichopsis vittata* Männchen nehmen das gerade erschienene Laichpaket mit einer einzigen Schnappbewegung auf.

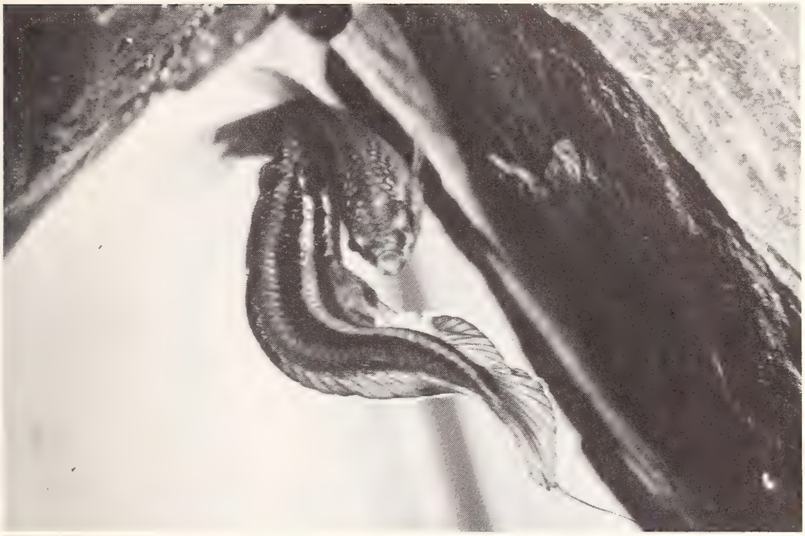


Abb. 9: Nach dem Ablaichen verharrt das *Parosphromenus filamentosus* Männchen frei im Wasser schwebend. In seiner U-förmigen Körperhöhlung sind gut die weißen Laichkörner zu erkennen, die gerade von dem Weibchen aufgenommen werden.

5. Schüssel- und Taschenbildung: Direkt nach der Eiabgabe wird der Laich am Körper des einen Elternteils zurückgehalten. Der andere Elter sammelt die Eier vom Körper des Partners ab. Schüsselbildung findet man bei *Parosphromenus*-Arten und den meisten maulbrütenden Bettas (Abb. 5 und 9), die Taschenbildung als konvergente Bildung bei *Betta bellica*. Im ersten Fall sammeln die Weibchen die Eier aus der vom Körper des Männchens gebildeten Schüssel ab (Abb. 9), im zweiten Fall nimmt das Männchen den Laich aus der Flossentasche seines Weibchens auf (Vierke 1987a, 1989a).

6. Maulbrüten: Im Gegensatz zu Cichliden, bei denen Maulbrüten vor allem bei Bewohnern von Stillwassergebieten vorkommt (Roberts 1972), findet man unter den Belontiiden Maulbrüter ganz vorwiegend in langsam oder auch stärker strömenden Gewässern. Die Schaumnestbauer dagegen sind eher in stehenden Gewässern anzutreffen (Vierke 1986a). Das trifft besonders für die Schaumnestbauer zu, die ihre Nester direkt am Wasserspiegel anlegen. Versteckbrüter wie die Prachtzwergguramis (*Parospromenus*-Arten) findet man mit ihren mehr oder weniger rudimentären Schaumnestern oft auch in langsam fließenden Gewässern.

Ohne Zweifel ist Maulbrüten im Bereich der Labyrinthfische nicht nur eine Anpassung an Freßfeinde, sondern ebenso eine Anpassung, die dem Abtreiben des Laichs vorbeugt. Das ist bei den Cichliden, die ihren Laich an Substrate ankleben können, nicht erforderlich.

Unabhängig von der Gattung *Betta* tritt Maulbrüten innerhalb der Belontiiden auch in den Gattungen *Sphaerichthys* und *Ctenops* auf, möglicherweise auch bei *Parasphaerichthys*. Hierbei handelt es sich um konvergente Bildungen, teilweise vielleicht um parallele Evolution im Sinne von Mayr (1975).

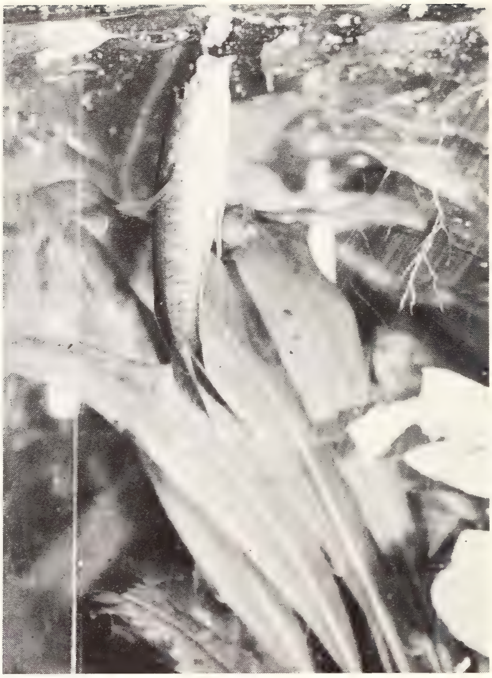


Abb. 10: Ein *Belontia signata* Männchen entläßt gerade einen gewaltigen Laichklumpen aus seinem Maul am Standort des ehemaligen Nestes. Vorher hatte es nach einer Störung das Gelege aufgeschnappt und sich mit ihm minutenlang in Bodennähe versteckt gehalten.

Als Ausnahme unter den sonst durch Vaterfamilien gekennzeichneten Labyrinthfischen tragen beim Schokoladengurami *Sphaerichthys osphromenoides* Canestrini, 1860 die Weibchen die Brut als Maulbrüter aus (Godfrey 1976). Das ist auch deswegen bemerkenswert, weil Foersch (1979) vom nahe verwandten *Sphaerichthys acrostoma* Vierke, 1979 vermeldet, der Vater sei maulbrütend.

Ansätze zur Maulbrutpflege kann man bei verschiedenen Arten beobachten. So beobachtete ich bei einem durch Photoblitze beunruhigten *Belontia signata*-Vater, daß er seinen an der Wasseroberfläche zusammengetragenen Laichklumpen mit wenigen Schnappbewegungen im Maul verstaute und sich mit ihm für einige Minuten hinter einen Stein in Bodennähe zurückzog. Danach entließ er die Eier wieder am alten Platz (Vierke 1976).

7. Weibchen als Ersatzbrutpfleger: Abgesehen von den Schokoladenguramis ist innerhalb der brutpflegenden Labyrinthfische die Vaterfamilie üblich. Die Laich- und Larvenbetreuung ist Aufgabe des Männchens. Es erstaunt im Vergleich zu den Cichliden, daß die Labyrinthfischeltern (mit der bemerkenswerten Ausnahme von *Belontia signata*) die Brut nicht gemeinsam verteidigen. Das hängt damit zusammen, daß junge Labyrinthfische keinen Schwarmzusammenhalt kennen, daß sie also nicht, wie bei den meisten Cichliden üblich, geführt werden können. Offenbar wäre aber erst in diesem Stadium der zweite Elter wirklich gefordert. Zumindest zeigen viele Buntbarsche, daß die Pflege der Eier und der noch schwimmunfähigen Larven aus-

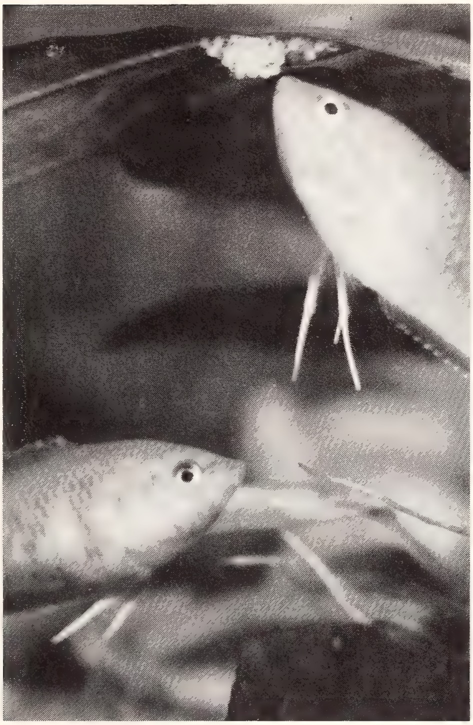


Abb. 11: *Pseudosphromenus dayi* Paar am Nest, das hier unter einem Pflanzenblatt angelegt wurde. Das Bild demonstriert drei Strategien: Versteckbrüten mit reduziertem Schaumnest, Eiklumpenbildung, Weibchen (unten) als Ersatzbrutpfleger.

gezeichnet allein von einem Elternteil (hier der Mutter) übernommen werden kann, daß der andere dann aber beim Führen der Brut gebraucht wird (Beispiel: verschiedene *Pelvicachromis*- und *Apistogramma*-Arten).

Immerhin halten sich bei den oben als Beispiel genannten Zwergcichliden die Väter in der Nähe auf und sind bereit, das Revier ihres Weibchens mit der Brut zu verteidigen. Entsprechendes kann man bei einigen Belontiiden beobachten, vor allem bei *Betta splendens*. Hier kann man in großen Aquarien durchaus beobachten, daß die Weibchen sich gelegentlich an der Mitverteidigung des Reviers beteiligen. Offenbar stehen sie aber auch als Ersatz-Brutpfleger bereit. Wenn man im Experiment bald nach dem Ende des Ablaichens das Männchen herausfängt, ist das Weibchen willens und in der Lage, alle Brutpflegemaßnahmen zu übernehmen, die sonst der Vater allein vorgenommen hätte (Vierke 1972a).

Weibchen als Ersatzbrutpfleger gibt es auch bei anderen (allen?) Sinkeiformen, doch auch beim Schwimmeiproduzenten *M. opercularis* (Paepke 1969). *Colisa lalia*-Weibchen jedoch fressen ihr Gelege regelmäßig, wenn sie nicht von ihren Männchen daran gehindert werden.

8. Versorgung der schon freischwimmenden Brut: Viele Labyrinthfische stellen ihrer freischwimmenden Brut nach. Bei einigen Arten (z. B. bei *Trichogaster*

trichopterus und bei den Prachtzwerggurамis *Parosphromenus*) haben die Altfische jedoch ihrer Brut gegenüber eine mehr oder weniger stark ausgebildete Freßhemmung. Zumindest im Aquarium zeigt es sich, daß auch schon die seit langer Zeit freischwimmende Brut von keinem der Eltern verfolgt wird, obwohl sie von der Größe her freßtauglich wäre (Vierke 1974). Inwieweit diese Beobachtungen für das Freiland zu verallgemeinern sind, bleibt offen.

Wenn ein oder beide Eltern ihr Revier auch nach dem Freischwimmen der Brut verteidigen und die Jungen im Revierbereich verbleiben, werden die Jungen noch indirekt von den Eltern geschützt. Bei *Belontia signata* beobachtet man, daß sich beide Eltern auf diese Weise an der Sicherung der Brut in den ersten Lebenswochen beteiligen (Benl & Terofal 1975).

Junge *Parosphromenus deissneri* kehren auch viele Tage nach dem Freischwimmen in ihre vom Vater weiterhin bewohnte und gegen andere Tiere verteidigte Bruthöhle zurück (Vierke 1990). Ansonsten ist ein Versorgen der Jungen wegen ihres fehlenden Schwarmzusammenhalts schwierig. *Betta splendens* Väter sammeln ihre schon freischwimmende Brut mit Hilfe von Vibrationssignalen ein, die die Kleinen anlocken (Kühme 1961). Dieses Verhalten kann jedoch nicht regelmäßig beobachtet werden. Ich konnte zeigen, daß es auch bei *splendens*-Müttern auftreten kann, wenn sie als Ersatzbrutpfleger wirken (Vierke 1972a).

Von *Betta picta* wird berichtet, daß dieser Maulbrüter seine Brut auch nach dem Entlassen wieder im Maul aufnimmt (Schmidt 1990). Dieses bei den maulbrütenden Buntbarschen übliche Verhalten ist bei den Belontiiden sonst unbekannt.

9. Größere Weibchen: Bei fast allen Belontiiden sind die Männchen mehr oder weniger deutlich größer als die Weibchen. Das hängt zweifellos mit ihrer Aufgabe als Revierbesitzer und Brutpfleger zusammen. Bezeichnenderweise ist es bei den Zwergformen genau umgekehrt. Sehr kleine Weibchen sind offensichtlich stark benachteiligt, da sie zu wenig Laich produzieren können. Man trifft diese Verhältnisse bei den Prachtzwerggurамis *Parosphromenus* an (nicht beim nahe verwandten, aber etwas größer werdenden *Malpulutta*), beim Knurrenden Zwerggurami *Trichopsis pumila* (nicht beim größeren *Trichopsis vittata*) und beim kleinen Honigfadenfisch *Colisa chuna* (nicht bei den anderen, größer werdenden *Colisa*-Arten).

Diskussion

Es ist leicht zu erkennen, daß kaum eine der diskutierten Arten nur einer einzigen Brutpflegestrategie folgt. Der Knurrende Zwerggurami *Trichopsis pumila* verfolgt 4 der oben vorgestellten 9 Strategien: Versteckbrüten, Klumpenbildung, Laichpakete, größere Weibchen. Beim Siamesischen Kampffisch *Betta splendens* lassen sich 3 Strategien zeigen: Schaumnestbau an der Wasseroberfläche, Weibchen als Ersatzbrutpfleger, Versorgung der schon freischwimmenden Brut. Weitere Beispiele lassen sich unschwer finden. Es ist üblich, daß sich verschiedene Brutpflegestrategien kombinieren. Letztlich wird damit der Erfolg vergrößert.

Es fällt auf, daß viele gleichartige Strategien in verschiedenen Gattungen auftauchen. Beispielsweise findet man Klumpenbildung beim Schwimmei-Produzenten *Belontia*, beim Sinkei-Produzenten *Trichopsis*, aber auch bei einzelnen Vertretern aus den Gattungen *Colisa*, *Macropodus* und *Betta*.

Zweifellos wurden diese Verhaltensweisen unabhängig voneinander erworben. Ich deute sie als Konvergenzen. Entsprechendes gilt für das gleichzeitige Auftreten in verschiedenen Gattungen vom Versteckbrüten, Maulbrüten und vielleicht selbst beim Schaumnestbau, wenn man dort Schwimmei- und Sinkeiformen gegenüberstellt.

Innerhalb der Gattung *Betta* dürfte es in der Praxis nicht einfach sein, beim Maulbrüten parallele Evolution im Sinne von Mayr 1975, S. 185, („Ähnlichkeiten, die auf den gemeinsamen Besitz unabhängig erworbener phänotypischer Eigenschaften beruhen, die aber von einem gemeinsamen Genotypus hervorgebracht sind, welcher von einem gemeinsamen Vorfahren herrührt") von typischen Konvergenzen abzugrenzen. Welche von beiden Möglichkeiten zutreffen könnte, soll hier nicht im einzelnen diskutiert werden, wenn ich von „konvergenten Trends" schreibe. Wenn jedoch innerhalb eines nahen Verwandtschaftskreises ein Merkmal so häufig entsteht wie das Maulbrüten in der Gattung *Betta* (Kampffische), darf man vermuten, daß es sich um parallele Evolution im Sinne von Mayr handelt, nicht um Konvergenz im eigentlichen Sinne (Abb. 4).

Bei den maulbrütenden Kampffischen zeigt sich eine Tendenz hin zum schnellen Sicherstellen des Laichs im Maul. Bei der hier am wenigsten fortgeschrittenen Art (*B. unimaculata*) muß das Männchen die Eier vom Boden auflesen, während das Weibchen zum Atmen an die Wasseroberfläche schwimmt. Der Laich ist eine vergleichsweise lange Zeit weniger gesichert als bei fortgeschritteneren Arten. Dort schnappt das Weibchen die Eier sofort nach der Ablage aus der Körperhöhle des Männchens auf und übergibt sie dann seinem Männchen. Die Eiübergabe gleicht bei

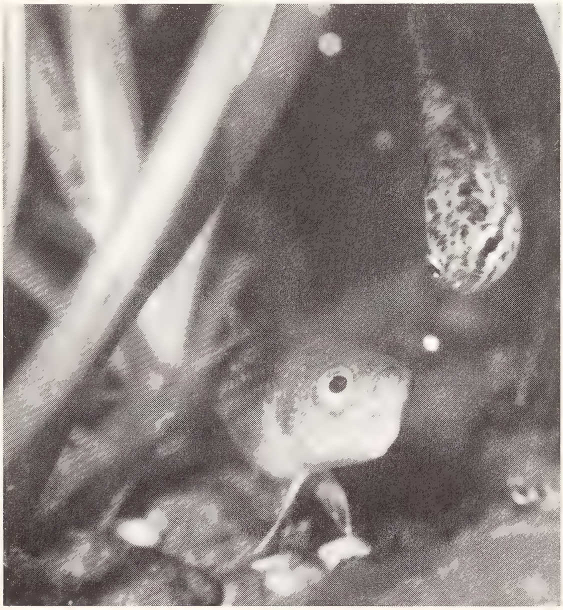


Abb. 12: Eiübergabe beim Maulbrüter *Betta edithae*. Gerade hat das kleinere Weibchen dem Männchen ein Ei zugespuckt. Man beachte den bereits mit Laich gefüllten, stark ausgewölbten Kehlsack des Männchens (unten)!

B. picta, *climacura*, *edithae* und *pugnax* einem Wettkampf um das Erschnappen der vom Weibchen ausgespuckten Eier. Das Weibchen spuckt die Eier dem Männchen vor und versucht sie anschließend selbst wieder schnell aufzuschnappen. Es ist hier offensichtlich im Konflikt zwischen zwei gegeneinanderstehenden Drängen: dem Drang, die Eier im eigenen Maul unterzubringen steht der Drang gegenüber, die Eier an den Partner weiterzureichen.

Diesen Konflikt beobachtet man bei noch fortgeschritteneren Arten so nicht. Bei *B. taeniata* und *B. macrostoma* wird der Laich von Maul zu Maul weitergegeben, ohne daß es zum eigentlichen Vorspucken kommt. Zweifellos sind diese beiden *Betta*-Arten jedoch untereinander viel weniger verwandt als mit anderen, im Hinblick auf dieses Verhalten einfacheren Arten. Auch die Strategie des Maul-zu-Maul-Weitergebens der Eier hat sich also zweimal unabhängig entwickelt.

Betta foerschi zeigt sehr schön, wie man sich die Entstehung der Eierübergabe vom Weibchen zum Männchen vorstellen kann. Das Weibchen spuckt seinen eingesammelten Laich zum (bei *B. foerschi* schon nicht mehr vorhandenen) Schaumnest, das Männchen schnappt die herunterrieselnden Laichkörner auf. Aus der indirekten Laichübergabe der *B. foerschi* läßt sich zwanglos die Eiübergabe bei den entwickelteren Maulbrütern bis hin zur Maul-zu-Maul-Übergabe ableiten. Gleichzeitig wird hier deutlich, daß die maulbrütenden Kampffische von Schaumnestbauern abstammen.

Die Vielzahl konvergenter Entscheidungen bei den Brutpflegestrategien läßt es nicht zu, daraus direkt Stammbäume abzuleiten. Immerhin hilft die Gegenüberstellung und Reihung der Trends zu verstehen, wie solche teilweise sehr komplexen Verhaltensmuster entstanden sein könnten. Beim Maulbrüter *B. picta* addieren sich die Teilstrategien beispielsweise:

Bei der Paarung Schüsselbildung (U-Form) > Eiereinsammeln der Mutter > Übergabe des Laichs > Nähreier für den Vater > Junge nach dem Entlassen wieder aufnehmen.

Die hier gezeigte Aufeinanderfolge der Teilstrategien entspricht dem logischen Handlungsablauf bei der Paarung. Offenbar gibt es aber auch einen entsprechenden Bezug im evolutiven Werdegang: die letzten Strategien sind auch die jüngsten. Tabelle 3 zeigt, welche Strategien bei den maulbrütenden *Betta*-Arten beobachtet wurden.

Tabelle 3: Das Auftreten von Teilstrategien bei maulbrütenden *Betta*-Arten. (+) bedeutet, daß eine Verhaltensweise nur ausnahmsweise oder erst im Ansatz auftritt.

	foerschi	*unimaculata*	*pugnax*	*edithae*	*climacura*	*picta*	*taeniata*	*macrostoma*
Schüsselbildung	—	+	+	+	+	+	+	+
Mutter nimmt Laich und übergibt ihn	+	(+)	+	+	+	+	+	+
Mund-zu-Mund-Übergabe des Laichs	—	—	—	—	—	—	(+)	+
Nähreier für den Vater	—	+	—	—	—	+	—	—
Wiederaufnahme der Brut	—	—	—	—	—	(+)	—	—

Wenn man davon ausgeht, daß die ältesten Strategien auch am häufigsten vertreten sind, wird die obige Annahme bestätigt. Hinzukommt, daß der letztaufgeführte Punkt offenbar auch bei *picta* nur gelegentlich zu beobachten ist, daß es sich hier um eine Strategie in statu nascendi handelt.

Entsprechende Ansätze von Strategien sind auch bei anderen Arten zu finden. Ansätze zu der bei *B. bellica* beobachteten Taschenbildung gibt es beispielsweise bei *B. imbellis*, Ansätze zur Maulbrutpflege bei *Belontia signata* (Vierke 1976), *Betta splendens* (Vierke 1984c) und *B. tussyae* (Neugebauer 1990) und Ansätze zur Aufnahme der Eier direkt nach dem Ablaichen vom Weibchen bei *unimaculata* (Schmidt 1987).

Im letzten Fall beobachtete Schmidt bei einem körperlich behinderten Männchen, daß das Weibchen ihm beim Einsammeln der Eier half. Dieses Verhalten in einer Ausnahmesituation deutet Schmidt als rudimentäres Verhalten. Er leitet das Laichverhalten von *unimaculata* von hochentwickelten Maulbrütern (wie *B. pugnax*) her. Dagegen spricht nach meiner Überzeugung die vergleichsweise kleine Eigröße und die schnelle Entwicklung bei *unimaculata*. Dann müßte also eine Trendumkehr stattgefunden haben.

Auch wenn Schmidts Deutungsversuch isoliert betrachtet zu überzeugen scheint, führt er doch in eine Sackgasse. Dann läge eine derartige Überlegung bei allen anderen Ansätzen zur Maulbrutpflege (und zu anderen Brutpflegestrategien) ebenfalls nahe. Dann müßte man jedoch alle Anschauungen auf den Kopf stellen und davon ausgehen, daß die Belontiiden ursprünglich Maulbrüter gewesen seien. Dafür scheint mir jedoch, auch im Hinblick auf die vielen Schaumnestbauer, die es sowohl in den Sinkei-, als auch in den Schwimmeigruppen gibt, wenig zu sprechen.

Mit Abb. 13 stelle ich einen hypothetischen Stammbaum der Gattung *Betta* zur Diskussion, der mir aufgrund körperlicher und ethologischer Ähnlichkeiten am wahrscheinlichsten erscheint. Hier ist nicht der Ort, ihn in Einzelheiten zu diskutieren. Viele Fakten sind unter Kennern sicher unstrittig, wie beispielsweise die nahe Verwandtschaft von *B. splendens* und *B. imbellis* einerseits oder von *B. coccina*, *B. tussyae* und *B. persephone* andererseits, andere Beziehungen sind möglicherweise umstritten. Das Problem ist hier, daß viele Ähnlichkeiten nicht als Ausdruck einer nahen Verwandtschaft, sondern als Konvergenzen oder Parallelentwicklungen zu deuten sind (z. B. die Ähnlichkeit im Habitus von *B. bellica* und *B. smaragdina*).

Die eingezeichneten Pfeile geben an, wo das Maulbrüten erstmals entstanden sein könnte. Natürlich zeigen sie nur eine Möglichkeit von vielen, nach meiner Auffassung jedoch die wahrscheinlichste. Bei den zwei rezenten Arten ist die Lage der Pfeile sicher. Dagegen ist klar, daß der zu *B. foerschi* gehörende Pfeil in gewissen Grenzen willkürlich plaziert werden mußte: er muß irgendwo zwischen der Abzweigung zu den Nichtmaulbrütern und dem rezenten Maulbrüter *foerschi* liegen. Nebenbei: einige weniger bekannte Arten habe ich hier nicht eingezeichnet. Möglicherweise hat *B. foerschi* einen sehr nahen Verwandten (*B. strohi*), der nicht Maulbrüter ist.

Die Lage der Pfeile 4 und 5 beruht auf der Einschätzung, daß das Maulbrutverhalten der Arten aus den beiden Gruppen unabhängig voneinander entstanden ist. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß bereits die gemeinsamen Vorfahren dieser ausnahmslos maulbrütenden Gruppen schon Maulbrüter waren (unausgefüllter Pfeil 4/5).

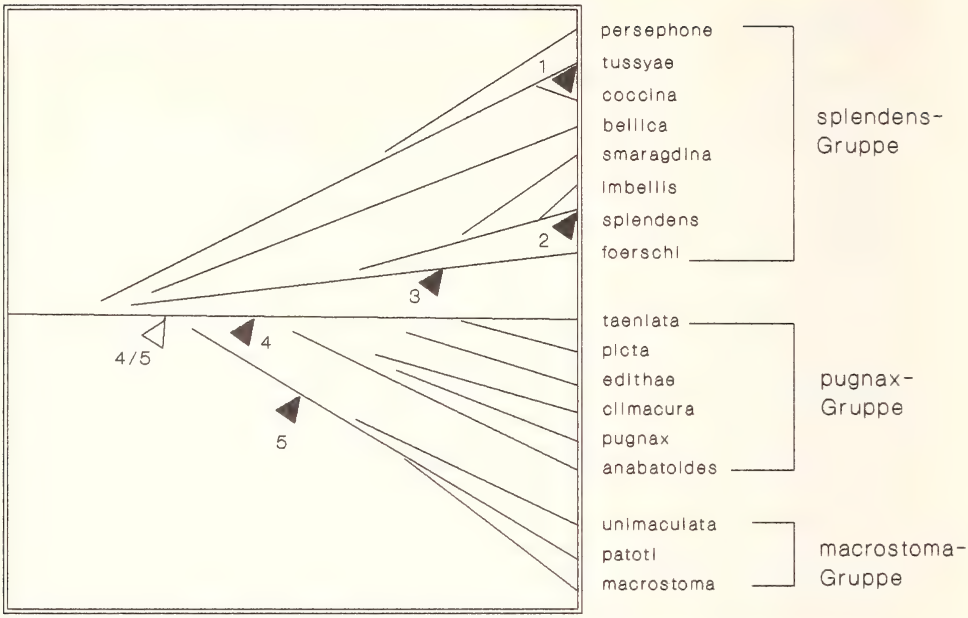

1
2
3
4
4/5
5
persephone
tussyae
coccina
bellica
smaragdina
imbellis
splendens
foerschi
splendens-Gruppe
taeniata
picta
edithae
climacura
pugnax
anabatoides
pugnax-Gruppe
unimaculata
patoti
macrostoma
macrostoma-Gruppe

Abb. 13: Hypothetischer Stammbaum der Gattung *Betta*. Einige der weniger bekannten Arten wurden nicht berücksichtigt. Das Maulbrüten ist offenbar mehrmals entstanden (Pfeile). Darüber hinaus gibt es in der *splendens*-Gruppe rezent Ansätze zur Maulbrutpflege.

Es wurde schon der Versuch gemacht, die Gattung *Betta* in schaumnestbauende Formen und in Maulbrüter aufzuspalten (Richter 1981). Dieser Versuch wurde von vielen Spezialisten zurückgewiesen und hat sich nicht durchsetzen können. Auch ich halte die Gattung für monophyletisch und bin gegen das Splitten. Abgesehen von der Fragwürdigkeit des vorgeschlagenen Namens „Pseudobetta" (Nomenklaturregeln Anhang D, 13) kann eine Verhaltensweise (in diesem Fall Maulbrüten) im Hinblick auf die vielen Konvergenzen nicht alleinige Grundlage einer taxonomischen Entscheidung sein.

Andererseits zeigt sich aber immer deutlicher, daß die Gattung *Betta* in Artengruppen im Sinne von Mayr (1975) aufgeteilt werden sollte. Mayr versteht unter einer Artengruppe eine Gruppe von nahe verwandten und vermutlich auch jung evoluierten Arten. Mit Sicherheit kann man dann drei klare Gruppen unterscheiden, die ich nach ihren bekanntesten Vertretern benenne: die *splendens*-Gruppe, die *pugnax*-Gruppe und die *macrostoma*-Gruppe (Abb. 13).

Diese Gruppen sind nicht mit Richters Einteilung (1981) identisch! Die Abgrenzung der *pugnax*- von der *splendens*-Gruppe trennt nicht Maulbrüter von Schaumnestbauern! Schon bei der Beschreibung der Art war ich davon überzeugt, daß der sich später als Maulbrüter erweisende *Betta foerschi* eher zu den Schaumnestbauern zu stellen sei. Hierfür sprach neben seinen typischen Farbmustern auf den Kiemendeckeln vor allem der im Vergleich zum Körper kleine Kopf. Das Verhältnis Kopflänge : Standardlänge liegt bei den Schaumnestbauern zwischen 3,5 und 5, bei den typischen Maulbrütern zwischen 3 und 3,3 (Vierke 1979a). Für *Betta foerschi* erhielt ich Werte zwischen 3,45 und 3,8 (Vierke 1979b), also Hinweise auf einen Schaumnestbauer. Jetzt stellt sich auch im Fortpflanzungsverhalten die enge Beziehung zu den Schaumnestbauern heraus (vgl. oben!). Im Gegensatz zu allen anderen Maulbrütern und in Übereinstimmung mit den Schaumnestbauern haben wir bei *foerschi* eine Art, bei der nicht die „Schüssel-Strategie" (U-Form) vorliegt und bei der das Männchen vor dem Weibchen aus der Paarungsstarre „erwacht" und die Eier einsammelt. In diesem Punkt unterstützen die Verhaltensbeobachtungen die Auffassung, diesen Maulbrüter eher in die *splendens*-Gruppe zu stellen! Interessanterweise gibt es ja gerade in dieser Gruppe noch zwei weitere Arten, bei denen man zumindest Ansätze von Maulbrüten findet (vgl. Abb. 13). Hier zeigt sich, daß innerhalb einer engen Verwandtschaftsgruppe unabhängig voneinander dreimal Maulbrüten entstehen kann!

Der *macrostoma*-Gruppe gebührt eine Sonderstellung. Hier sind weniger Verhaltensmerkmale bei der Einrichtung dieser völlig auf Borneo begrenzten Artengruppe wichtig, sondern vorwiegend morphologische: alle Arten haben einen fast drehrunden Körper und eine besonders große Maulspalte. Auch sind sie auffallend langgestreckt, haben wenig oder keine Stachelstrahlen in den unpaaren Flossen und zeigen mehr Farben als die anderen Maulbrüter. Im Habitus erinnern sie an Schlangenkopffische (Channidae), deren Zugehörigkeit zu den Anabantoiden neuerdings wieder ernsthaft diskutiert wird (Roberts 1989, Ng & Lim 1990). Ich warne aber vor zu weit gehenden Schlüssen, denn auch hier liegen offensichtlich Konvergenzen vor. Der Bau der Narinen sowie der Rückenflossen belegen eine vergleichsweise weite phylogenetische Distanz zwischen den Channidae und den *Betta*-Arten einerseits, aber auch generell zwischen den Channidae und den Labyrinthfischen. Darüber hinaus zeigen Schlangenkopffische trotz vordergründiger Ähnlichkeiten im Laichverhalten charak-

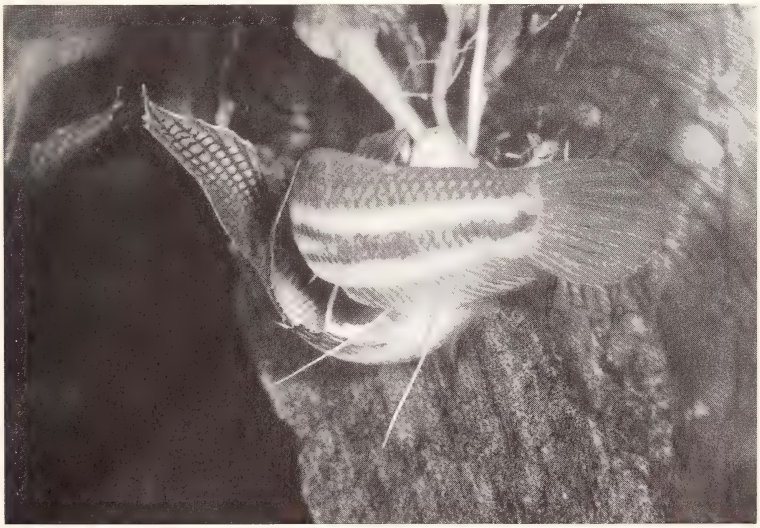


Abb. 14: Schüsselbildung beim Maulbrüter *Betta climacura*. Die weißen Eier sind am Boden der vom Männchen gebildeten Schüssel gut zu erkennen. Das Weibchen hat sich gerade aus der Umschlingung des Männchens gelöst und wird Sekunden später den Laich aufsammeln.

teristische Unterschiede (Vierke 1991) und, anders als alle Labyrinthfische, als Jungtiere ein typisches Schwarmverhalten.

Die Fortpflanzungsstrategie der „Schüsselbildung" tritt sowohl in der *pugnax-* als auch in der *macrostoma*-Gruppe auf. Bei der *splendens*-Gruppe findet man dagegen nicht einmal Ansätze davon. Andererseits zeigen Verwandte der Gattung *Betta*, die Gattungen *Malpulutta* und *Parosphromenus*, ebenfalls dieses Verhaltensmuster. Sollte es sein, daß diese Strategie nur einmal in der Evolution aufgetreten ist? Dann käme man um die Aufspaltung der *Betta*-Arten nicht herum, denn dann wären die *macrostoma-* und *pugnax*-Gruppen näher mit *Parosphromenus* und *Malpulutta* verwandt als mit der *splendens*-Gruppe. Sicher wären hier zur endgültigen Abklärung noch biochemische und vielleicht anatomische Untersuchungen hilfreich und wünschenswert. Derzeit scheint mir die Aufteilung in Artengruppen die praktikabelste Lösung zu sein. Im Hinblick auf die vielen Konvergenzen, die sich bei den anderen Laich- und Brutpflegestrategien aufweisen lassen, liegt die Annahme nahe, daß sich auch die „Schüssel-Strategie" zwei- oder sogar dreimal unabhängig voneinander ausgebildet hat.

Zusammenfassung

1. Es werden Brutpflegedaten von 27 asiatischen Labyrinthfischen aus der Familie Belontiidae vorgestellt und diskutiert.
2. Arten mit einer vergleichsweise geringen Eizahl haben größere Eier, die für die Entwicklung der Brut mehr Zeit benötigen.
3. Solche Arten haben Brutpflegestrategien entwickelt, die die Überlebenschancen des einzelnen Nachkommen vergrößern.
4. Die wichtigsten neun Brutpflegestrategien werden im einzelnen vorgestellt, dazu gehören einige ausgefallene Strategien, aber auch so bekannte wie Schaumnestbau und Maulbrüten.
5. Maulbrüten kommt besonders bei Belontiiden fließender Gewässer vor. Anders als bei den gemeinhin substratlaichenden Cichliden dient diese Strategie nicht nur dem Sicherstellen der Brut vor Freßfeinden; sie verhindert vor allem auch das Abdriften von Laich und Larven.
6. Viele gleichartige Strategien treten als konvergente Entwicklungen in verschiedenen Gattungen auf. Brutpflegestrategien sind zum Rekonstruieren von Abstammungsverhältnissen nur bedingt geeignet.
7. Verschiedene Brutpflegestrategien können sich kombinieren und damit den Erfolg vergrößern.
8. Oft sind Strategien erst in Ansätzen zu finden. Ansätze zum Maulbrüten treten unter nicht maulbrütenden Belontiiden-Arten mindestens dreimal unabhängig voneinander auf. Hier kann man studieren, wie Verhaltensweisen evolutiv entstehen.
9. Eine Aufteilung der Gattung *Betta* in mehrere Gattungen wird abgelehnt. Stattdessen wird eine Unterteilung in Artengruppen vorgeschlagen: die *splendens*-Gruppe, die *pugnax*-Gruppe und die *macrostoma*-Gruppe. Die beiden letztgenannten Gruppen enthalten nur Maulbrüter.
10. Zur *splendens*-Gruppe wird neben Schaumnestbauern auch die Art *Betta foerschi* als Maulbrüter gestellt. Daneben gibt es in der *splendens*-Gruppe noch zwei weitere Ansätze zum Maulbrüten.

Literatur

Benl, G. & F. Terofal (1974): Beiträge zur Kenntnis der Belontiinae. — Veröff. Zool. Staatssamml. München 17: 139—165.

Benl, G. & F. Terofal (1975): Beiträge zur Kenntnis der Belontiinae, Teil II. — Veröff. Zool. Staatssamml. München 18: 227—250.

Foersch, W. (1979): Spitzmäuliger Schokoladengurami, *Sphaerichthys acrostoma*, Beobachtungen im Biotop und im Aquarium. — Das Aquarium 13: 378—381.

Forselius, S. (1957): Studies of anabantid fishes, I—III. — Zool. Bidr. Uppsala: 93—597.

Godfrey, D. W. (1976): Ein Maulvoll Schokoladenguramis. — DATZ 29: 184—187, 231—233.

Keenleyside, M. H. A. (1979): Diversity and adaptation in fish behaviour. — Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Kühme, W. (1961): Verhaltensstudien am maulbrütenden (*Betta anabatoides* Bleeker) und am nestbauenden Kampffisch (*Betta splendens* Regan). — Z. Tierpsychol. 18: 33—55.

Liem, K. F. (1963): The comparative osteology and phylogeny of the Anabantoidei. — Illinois Biol. Monogr. 30: 1—149.

Mayr, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. — Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Meyer, G. (1985): Brutpflege. — Unterricht Biologie 9, Heft 102: 4—14.

Miller, R. J. & H. W. Robison (1974): Reproductive behavior and phylogeny in the genus *Trichogaster.* — Z. Tierpsychol. 34: 484—499.

Mörike, D. (1977): Vergleichende Untersuchungen zur Ethologie zweier Labyrinthfischarten, *Ctenopoma muriei* und *Ctenopoma damasi.* — Dissertation Universität Tübingen.

Neugebauer, N. (1990): Bemerkenswerte Beobachtungen bei der Zucht von *Betta tussyae.* — DATZ 43: 595—597.

Ng, P. K. L. & K. K. P. Lim (1990): Snakeheads: Natural history, biology and economic importance. — Essays in Zoology. National University of Singapore.

Padmanabhan, K. G. (1955): Breeding habits and early embryology of *Macropodus cupanus.* — Bull. Cent. Res. Inst., Univ. Travancore, ser. C: 1—46.

Paepke, H. J. (1969): Zur Beteiligung von Makropodenweibchen an der Brutpflege. — Aquar. u. Terrar.-Z. 16: 420—421.

Pfeiffer, P. (1973): Haltung und Zucht von *Belontia hasselti.* — Aquar. u. Terrar.-Z. 20: 102.

Richter, H. J. (1981): Ein besonderer Schritt, Einführung eines neuen Gattungsnamens für die maulbrütenden Kampffische. — Aquar. u. Terrar.-Z. 28: 272—275.

Richter, H. J. (1988): Gouramis and other anabantoids. — T. F. H. Publications. Neptune City, USA.

Roberts, T. R. (1972): Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 143: 117—147.

Roberts, T. R. (1989): The freshwater fishes of western Borneo. — Mem. Calif. Acad. Sci. 14: 1—210.

Schmidt, J. (1987): Vergleichende Analyse des Verhaltens der zwei maulbrütenden Kampffischarten *Betta pugnax* und *Betta unimaculata.* — Diplomarbeit Biologie der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster.

Schmidt, J. (1990): *Betta picta.* Interessante Beobachtungen bei maulbrütenden Kampffischen (1): — TI (Tetra Verlag), Heft 97: 12—16.

Schmidt, J. & H. Linke (1990): Foerschs Kampffisch ist ein Maulbrüter! — DATZ 43: 208—210.

Schulz, T. (1985): Gelungen — die Zucht des Bunten Kampffisches. — Aquarienmagazin 19: 264—269.

Verfürth, H. (1970): Zur Haltung, Pflege und Zucht von *Belontia hasselti.* — DATZ 23: 137—138.

Vierke, J. (1972a): Kampffische — ihr Laich- und Brutpflegeverhalten. — Aquarienmagazin 6: 346—351.

Vierke, J. (1972b): Honigfadenfisch *Colisa chuna.* — Das Aquarium 6: 824—828.

Vierke, J. (1973): Das Wasserspucken der Arten der Gattung *Colisa.* — Bonn. zool. Beitr. 24: 62—104.

Vierke, J. (1974): Beobachtungen an „wilden” Punktierten Fadenfischen. — Aquarienmagazin 8: 386—391.

Vierke, J. (1975): Beiträge zur Ethologie und Phylogenie der Familie Belontiidae. — Z. Tierpsychol. 38: 163—199.

Vierke, J. (1976): Ceylon-Makropoden (Labyrinthfische mit Elternfamilie). — Aquarienmagazin 10: 338—341.

Vierke, J. (1977): Das Ablaichverhalten von *Malpulutta kretseri.* — Aquarienmagazin 11: 504—508.

Vierke, J. (1979a): Zur Systematik maulbrütender Kampffisch-Arten. *Betta* spec. aff. *taeniata* (Mentaya) von Borneo. — Das Aquarium 13: 210—212.

Vierke, J. (1979b): *Betta anabatoides* und *Betta foerschi* spec. nov., zwei Kampffische aus Borneo. — Das Aquarium 13: 386—388.

Vierke, J. (1981b): Smaragdkampffische aus Thailand. — Aquarienmagazin 15: 310—315.

Vierke, J. (1981b): *Betta picta*, der Javanische Kampffisch. — Aquarienmagazin 15: 473—476.

Vierke, J. (1982a): Spawning *Betta pugnax.* — Trop. Fish Hobbyist 30 (9): 71—74.

Vierke, J. (1982b): Schön und pflegeleicht, Fadenprachtzwerg-Gurami, *Parosphromenus filamentosus.* — Aquarienmagazin 16: 300—305.

Vierke, J. (1983): Knurrende Zwergguramis — Fische mit ausgefallenem Geschlechtsunterschied. — Aquarienmagazin 17: 39—43.

Vierke, J. (1984a): Der Labyrinther mit dem Seidenglanz (Mondscheinfadenfisch). — Aquarienmagazin 18: 358—361.

Vierke, J. (1984b): Bekanntes und Neues über Schwarze Spitzschwanzmakropoden. — Aquarienmagazin 18: 417—419.

Vierke, J. (1984c): Wenig Bekanntes und Neues über Kampffische *Betta splendens.* Aquarienmagazin 18: 464—467.

Vierke, J. (1984d): Das Neueste aus China. Der Rundschwanzmakropode *Macropodus chinensis* hat besondere Qualitäten. — Das Aquarium 18: 506—510.

Vierke, J. (1985a): Aus Malaysia geholt und gezüchtet, der Kriegerische Kampffisch *Betta bellica.* — Aquarienmagazin 19: 87—92.

Vierke, J. (1985b): Rote Spitzschwanzmakropoden. Zur Systematik, Pflege und Zucht von *Pseudosphromenus dayi.* — Das Aquarium 19: 230—234.

Vierke, J. (1986a): Die ökologischen Ansprüche der Kampffische *Betta imbellis* und *Betta pugnax* auf der Malaiischen Halbinsel. — Bonn. zool. Beitr. 37: 131—141.

Vierke, J. (1986b): Labyrinthfische. Arten, Haltung, Zucht. — Franck-Verlag, Stuttgart.

Vierke, J. (1987a): Schaumnestbauer, die kein Schaumnest brauchen. Eiklumpenbildung — eine bisher nicht beachtete Fortpflanzungsstrategie bei Labyrinthfischen. — Aquarienmagazin 21: 99—104.

Vierke, J. (1987b): Eine besondere Kostbarkeit: Der Weinrote Kampffisch. — Aquarienmagazin 21: 226—230.

Vierke, J. (1987c): Breeding *Betta bellica.* — Trop. Fish Hobbyist 36 (Dec.): 10—15.

Vierke, J. (1988a): A Special Treasure: the Claret Betta (*B. coccina*). — Trop. Fish Hobbyist 37 (Nov.): 10—17.

Vierke, J. (1988b): Bettas, Gouramis and other Anabantoids. Labyrinthfishes of the World. — T. F. H. Publications. Neptune City, USA.

Vierke, J. (1988c): Nagys Prachtzwerggurami — *Parosphromenus nagyi.* — Das Aquarium 22: 72—75.

Vierke, J. (1988d): Haltung und Zucht des Gebänderten Kampffisches *Betta taeniata* Regan, 1910. — Das Aquarium 22: 640—644.

Vierke, J. (1989a): Bubblenesters that don't need a bubblenest. — Trop. Fish Hobbyist 38 (Feb.): 34—44.

Vierke, J. (1989b): Harveys Prachtzwerggurami. Ein neuer Labyrinther aus Malaysia. — Das Aquarium 23 (2): 73—76.

Vierke, J. (1990): Ein alter Unbekannter: Deissners Prachtzwerggurami. — Das Aquarium 24 (3): 16—18.

Vierke, J. (1991): Der Regenbogen-Channa. Haltung und Zucht von *Channa bleheri.* — Das Aquarium 25 (8): 15—19.

Dr. Jörg Vierke, Heinrich-Heine-Str. 15, D-2250 Husum.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 325—338	Bonn, November 1991

Nuevas especies de moluscos terrestres (Gastropoda, Pulmonata) de la isla de Alegranza (Archipiélago Canario)[1]

M. R. Alonso, F. C. Henríquez & M. Ibáñez

Abstract. Two new species of terrestrial molluscs are described from the isle of Alegranza (Canary Islands): *Napaeus* (*Napaeinus*) *huttereri* Henríquez, n. sp. (Enidae) and *Hemicyla* (*Hemicyla*) *flavistoma* Ibáñez & Alonso, n. sp. (Helicidae). They are compared with the nearest species; from one of them, *Hemicyla* (*Hemicyla*) *sarcostoma* (Webb & Berthelot, 1833), a lectotype is designated.

Key words. Gastropoda, Pulmonata, *Napaeus*, *Hemicycla*, new species, Alegranza, Canary Islands.

Introducción

El archipiélago canario tiene gran interés zoogeográfico por el elevado número de endemismos que posee. Uno de los grupos que están a la cabeza en cuanto al porcentaje (con más del 85 % de sus especies), es el de los moluscos terrestres, con la particularidad añadida de que cada isla tiene sus endemismos propios.

Un ejemplo claro lo constituye la pequeña y casi desértica isla de Alegranza (Fig. 1), que está situada a 16.5 km al Norte de Lanzarote. Entre ellas hay otras 2 pequeñas islas, La Graciosa y Montaña Clara, siendo esta última la más próxima a Alegranza, de la que dista 9 km.

Alegranza tiene una superficie aproximada de 10 km^2 y una variada topografía, a la vez que su paisaje viene marcado por la presencia de importantes formaciones vegetales xerofíticas, típicas del piso basal canario.

Su origen es exclusivamente volcánico. Del relieve destaca, sobre la plataforma que constituye la isla, el aparato volcánico denominado La Caldera, que está situado en su extremo más occidental y ocupa casi un tercio de su superficie; tiene unos 240 m de profundidad, con un diámetro aproximado de 1200 m y una cota máxima de 289 m. Las paredes del interior son escarpadas y la humedad es mayor que en el resto de la isla, existendo un bosquecillo de *Nicotiana glauca* Grah con *Chenodeoides tomentosa* (Lowe) Botsch y *Euphorbia obtusifolia* Poir. Al Este de La Caldera hay otro pequeño monte, la Montaña de Lobos, con 226 m de altitud, que también posee una ligera humedad en su ladera Norte.

La malacofauna terrestre de esta isla es relativamente pobre (alrededor de 10 especies) pero, sin embargo, al menos tres son endémicas y nuevas para la Ciencia.

Este trabajo está dedicado a la descripción de dos de ellas, pertenecientes a las familias Enidae y Helicidae, mientras que la tercera, de la familia Parmacellidae, está siendo estudiada por Hutterer & Groh (1991).

---

[1] Notes on the Malacofauna of the Canary Islands, no 21; no 20: *Sculptiferussacia* ? *clausiliaeformis*, n. sp. (Gastropoda Pulmonata: Ferussaciidae) de Fuerteventura (Islas Canarias). — Boll. Malac. (en prensa).

Material y metodología

El material ha sido recolectado por el Dr. Hutterer y miembros del Departamento de Biología Animal de la Universidad de La Laguna, entre los meses de Marzo de 1990 y Mayo de 1991.

La terminología de los datos conquiológicos de Enidae y su significado es la reseñada en Henríquez et al. (en prensa). Los paratipos de las especies nuevas y el lectotipo de *Hemicycla sarcostoma* (Webb & Berthelot, 1833), están depositados en las siguientes colecciones:

AIT:	Colección Alonso & Ibáñez, Universidad de La Laguna, Tenerife.
BMNH:	British Museum (Natural History), London.
CGD:	Colección de K. Groh, Darmstadt.
CHB:	Colección de R. Hutterer, Bonn.
MNHN:	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
NMB:	Naturhistorisches Museum, Bern.

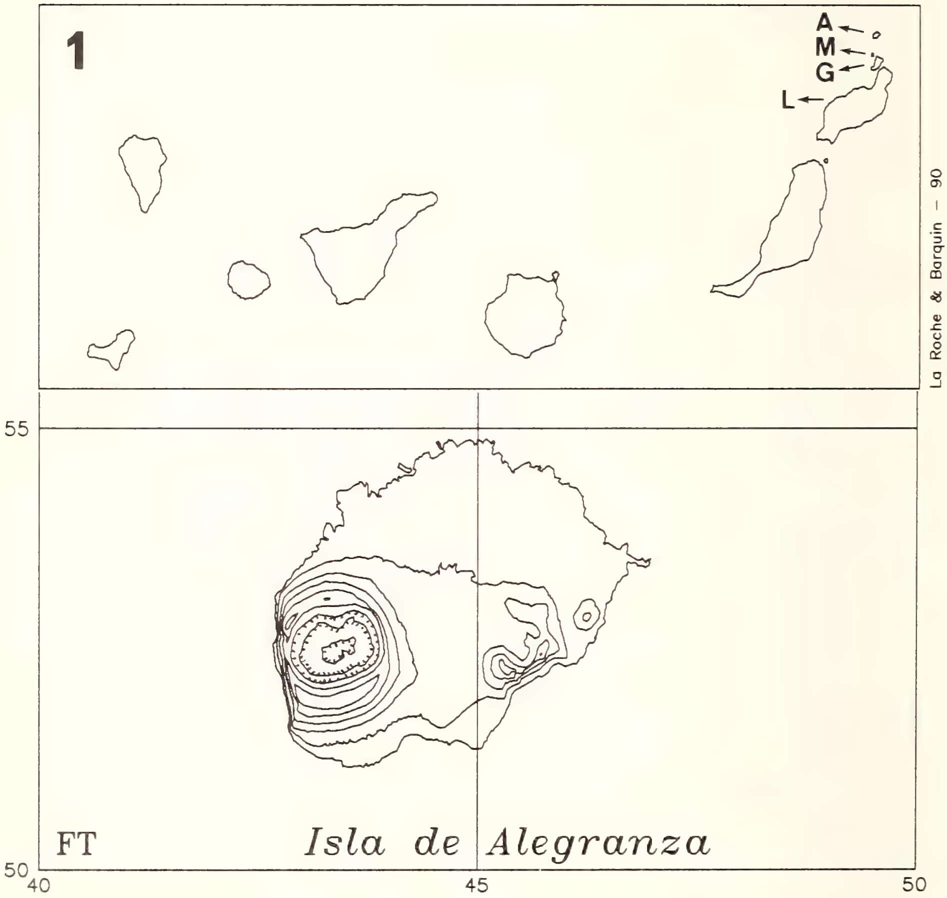


Fig. 1: Arriba: mapa general del Archipiélago de Canarias, indicando la posición de las islas citadas en el texto. A: Alegranza; M: Montaña Clara; G: La Graciosa; L: Lanzarote. Abajo: detalle de la isla de Alegranza, mostrando La Caldera (a la izquierda) y la Montaña de Lobos (a la derecha) e indicando las coordenadas UTM de las cuadrículas de 5 km de lado.

NMW:	National Museum of Wales, Cardiff.
NNM:	Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden.
SMF:	Natur-Museum Senckenberg, Frankfurt/Main.
TFMC:	Museo de Ciencias Naturales de Tenerife, Santa Cruz de Tenerife.
ZMZ:	Zoologisches Museum der Universität, Zürich.

Las medidas de Enidae se han obtenido con la ayuda de un tablero gráfico »SummaSketch Professional« conectado a una computadora (PC AT); sobre el tablero se proyecta la imagen de la concha a través de una cámara clara acoplada a un estereomicroscopio. Las medidas de Helicidae se han obtenido con un calibre electrónico conectado a la computadora.

Descripciones taxonómicas

Familia Enidae

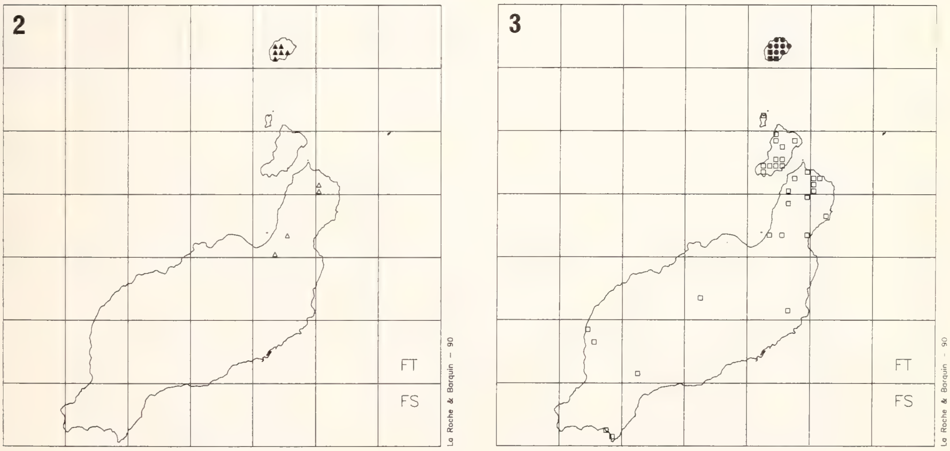
Napaeus (*Napaeinus*) *huttereri* Henríquez, n. sp.

Descripción

Especie de tamaño mediano; el animal tiene el cuerpo de color blanquecino, aunque más oscuro en el dorso, con manchas pigmentarias punteadas de color marrón claro dispuestas en filas longitudinales.

La concha (Fig. 4), cuyos datos biométricos se muestran en la Tabla 1, es cónica, muy esbelta (índice B/A) y con el ápice ligeramente romo; tiene de 6½ a 7 vueltas de espira convexas. La altura de la última vuelta es mayor que la mitad de la altura total (índice C/A). La sutura es nítida y profunda. La protoconcha es lisa y tiene alrededor de 1¾ vueltas de espira.

La abertura es ancha en relación al diámetro de la concha (índice E/B) y pequeña y corta con respecto a la altura (índices D*E/A y D/A, respectivamente); está curvada



Figs. 2—3: Localidades de captura. Los mapas tienen reticulado UTM con cuadrículas de 10 km de lado y los símbolos representan cuadrículas de 1 km de lado (estos mapas han sido elaborados con el procedimiento informático de La Roche & Barquín, en prensa).
2) *Napaeus huttereri*, n. sp. (triángulo negro) y *N. rufobrunneus* (triángulo blanco).
3) *Hemicycla flavistoma*, n. sp. (círculo negro) y *H. sarcostoma* (actual y fósil-subfósil: cuadrado blanco); en tres localidades (cuadrado negro) se han recolectado juntas ambas especies.

en el borde palatal y angulada en el extremo inferior, en la unión de los bordes columelar y palatal. El peristoma, blanquecino, está expandido en un pequeño labio, más desarrollado en la parte inferior del borde palatal; está reflejado en el borde columelar, tapando parcialmente a la hendidura umbilical. En ninguno de nuestros ejemplares se observa callosidad ni nódulo en la zona parietal.

El color de la concha es marrón pálido, aunque no uniforme, siendo las primeras vueltas más oscuras que el resto. La ornamentación (Figs. 5—6) se caracteriza por una estriación radial oblícua bastante débil, que es irregular en las vueltas 4 y 5: en ellas, las estrías están onduladas irregularmente, y algunas incluso quedan interrumpidas, formando pequeños gránulos.

El collar del manto (Fig. 11) está desprovisto de lóbulos, salvo los neumostomales, y está angulado en la zona próxima al neumostoma. Los lóbulos supra- y subneumostomal son alargados, estando más desarrollado el subpneumostomal.

La región paleal se sitúa en la última vuelta y en la porción final de la penúltima, estando provista externamente de manchas blanquecinas muy desarrolladas e irregulares, que están mucho más extendidas en esta zona que en el resto de la masa visceral.

La mandíbula es aulacognata (Fig. 7), con los extremos casi lisos y numerosas estrías (más de 60).

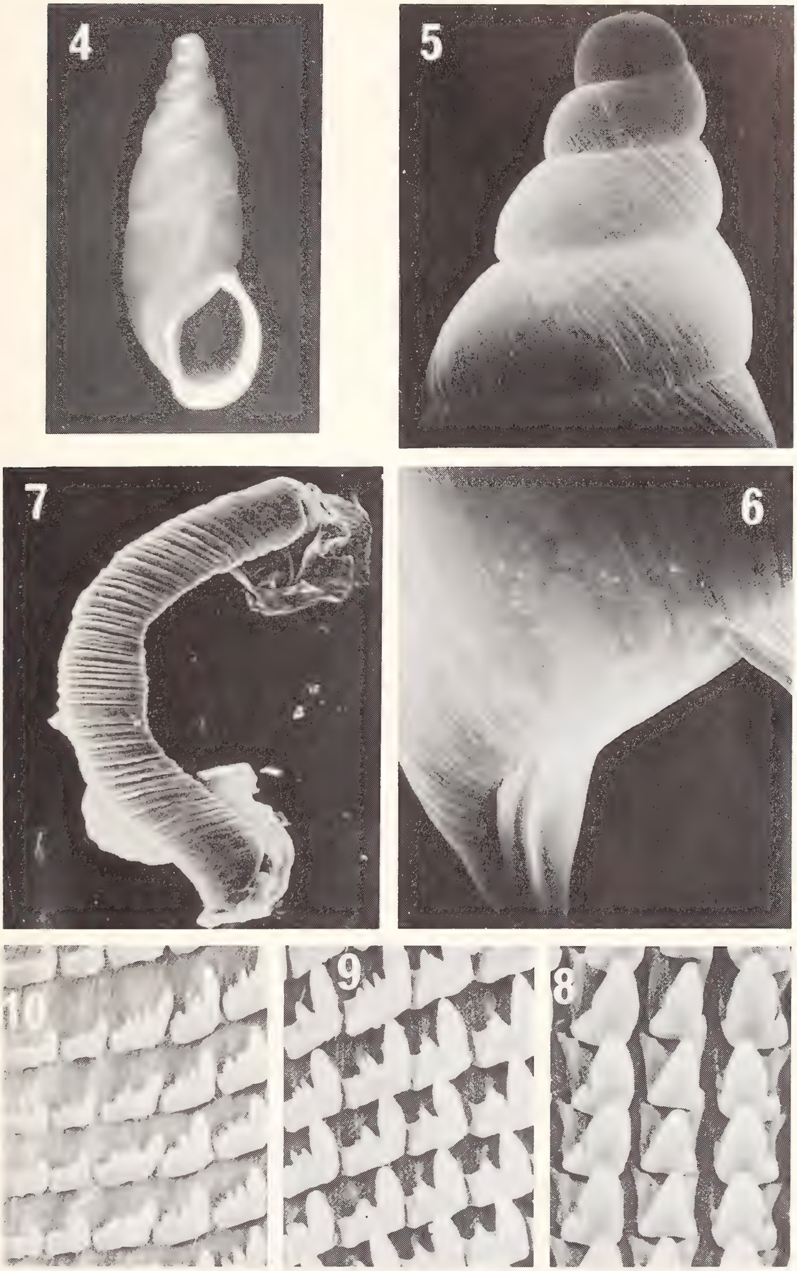
La rádula (Figs. 8—10) consta de 145 filas de dientes con la siguiente formula radular: C + 12L + 13 M. El diente central es triangular, con un mesocono de punta algo redondeada y dos ectoconos muy pequeños situados en su base. Los primeros dientes laterales son más grandes y robustos que el central y están provistos de un mesocono redondeado y de un ectocono puntiagudo, pequeño, separado del mesocono desde la base. Hacia los laterales de la rádula, la longitud y la anchura del mesocono disminuyen a la vez que aumentan las del ectocono, que llega a ser la mitad de largo e igual de ancho que el mesocono. En los dientes marginales el mesocono es digitiforme y disminuye de tamaño en los dientes cercanos al extremo de cada fila; el ectocono, mucho más ancho, se divide en 4—5 dentículos de tamaño decreciente a partir del mesocono, lo que les da un aspecto aserrado.

El aparato reproductor del holotipo (único ejemplar recolectado vivo) no está totalmente desarrollado, como se puede apreciar en la glándula gametolítica y el pene de la Fig. 11; en él no se ha encontrado espermatóforo.

El atrio es muy corto. El pene es tubular, dividido en 2 zonas por la inserción del músculo retractor; su porción distal (la más alejada del orificio genital) se ensancha ligeramente en una zona en cuyo interior hay una serie de pliegues longitudinales finos. El epifalo se inserta apicalmente en el pene; es corto, midiendo aproximadamente la mitad que el pene; el vaso deferente desemboca lateralmente en él, muy cerca de su extremo distal.

En la porción proximal del pene se inserta un apéndice peneano más largo que el pene y el epifalo juntos, con la estructura típica de los pupilláceos. Está provisto de un músculo retractor que se inserta cerca del final de su porción proximal; este músculo se fusiona con el del pene a los 2/3 de su recorrido, antes de insertarse en la pared ventral del pulmón.

La glándula gametolítica tiene un divertículo (que caracteriza al subgénero *Napaeinus* Hesse, 1933), que es continuación del conducto común. El conducto de



Figs. 4—10: *Napaeus huttereri*, n. sp. 4) Holotipo, 4/1; 5—6) Detalles de la microescultura de la concha de un paratipo, 15/1; 7) Mandíbula, 120/1; 8—10)Rádula, 730/1.

la espermateca continúa como una ramificación lateral y termina en una cabeza poco diferenciada. El ovoespermiducto es corto y la glándula de la albúmina está poco desarrollada.

Derivatio nominis: El nombre específico deriva del apellido del Dr. Rainer Hutterer, que recolectó por primera vez esta especie.

Holotipo: Recolectado por R. Hutterer el día 5 de Mayo de 1990 en La Caldera (U. T. M.: 28RFT4352), a una altitud de 100 m (Fig. 2). Se encuentra depositado en AIT y es el único ejemplar recolectado vivo de esta especie. Sus dimensiones se indican en la Tabla 1.

Paratipos: Recolectados por R. Hutterer los días 30 de Abril y 5 de Mayo de 1990, en el mismo lugar que el holotipo y por M. Ibáñez el 28 de Abril de 1991 en la ladera Norte de La Caldera. Se encuentran depositados en: AIT (6 paratipos: 2 ejemplares + 4 fragmentos), CGD (1 paratipo), CHB (26 paratipos: 8 ejemplares + 18 fragmentos), MNHN (1 paratipo), NMB (1 paratipo) NNM (1 paratipo), SMF (309247/1), TFMC (1 paratipo) y ZMZ (1).

Discusión

Las especies conquiológicamente más próximas a *Napaeus huttereri*, n. sp. (cuyos datos biométricos se indican en la Tabla 1) son: *maffioteanus* (Mousson, 1872), *moquinianus* (Webb & Berthelot, 1833), *rufobrunneus* (Wollaston, 1878), *chrysaloides* (Wollaston, 1878), *encaustus* (Shuttleworth, 1852), *helvolus* (Webb & Berthelot, 1833), *rupicola* (Mousson, 1872), *variatus* (Webb & Berthelot, 1833), *ocellatus* (Mousson, 1872) y *propinquus* (Shuttleworth, 1852).

De ellas, desconocemos la anatomía del aparato reproductor de *rufobrunneus*, *chrysaloides* y *ocellatus*, por lo que no se puede saber en la actualidad a qué subgénero pertenecen.

Las especies *maffioteanus* y *moquinianus* pertenecen, al igual que *huttereri*, n. sp., al subgénero *Napaeinus* (cuya especie tipo es *moquinianus*), por poseer divertículo en el conducto de la glándula gametolíca.

Las demás especies carecen de divertículo, por lo que pertenecan al subgénero *Napaeus* (s. str.) no siendo necesario, por tanto, efectuar más comparaciones entre *N. huttereri*, n. sp. y ellas.

De las 4 especies restantes, la más próxima geográficamente es *rufobrunneus*, que habita en el Norte de la isla de Lanzarote (Fig. 2), mientras que *maffioteanus* y *moquinianus* y *chrysaloides* viven en Gran Canaria y *ocellatus* procede de El Hierro. *Napaeus huttereri*, n. sp. se diferencia de ellas por tener la concha más esbelta (índice B/A) y por tener la abertura más ancha en comparación con el diámetro (índice E/B), salvo en el caso de *chrysaloides*, en la que ocurre lo contraris.

Además, *N. huttereri*, n. sp. tiene otras características conquiológicas que la distinguen de estas cinco especies. Se diferencia de *rufobrunneus* por tener las vueltas de espira mucho menos convexas (en *rufobrunneus* la sutura es muy profunda). De *maffioteanus* y de *chrysaloides* por ser más cónica (ambas tienen las últimas vueltas de espira casi cilíndricas) y más estrecha (aproximadamente 1.2 mm), y por la ornamentación, ya que en *maffioteanus* las estrías radiales están mucho más onduladas. De *moquinianus* por ser más cónica, por tener la última vuelta y la abertura más grandes en relación con la altura total (índices C/A y D*E/A, respectivamente), por tener las

11

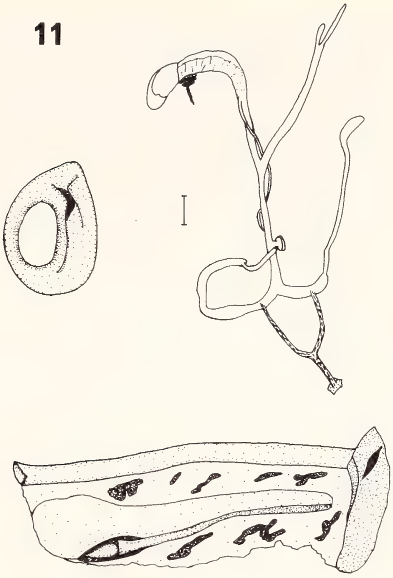


Fig. 11: *Napaeus huttereri*, n. sp. Holotipo. Collar del manto, región paleal y aparato reproductor. La escala mide 1 mm.

Tabla 1: Datos biométricos (dimensiones en mm, e índices) de la concha de *Napaeus huttereri*, n. sp. y de las especies conquiológicamente más similares. A: altura de la concha; B: diámetro de la concha; C: altura de la última vuelta; D: altura de la abertura; E: anchura de la abertura; n: número de ejemplares medidos. Valores: M, valor máximo; m, valor mínimo; X, valor medio; CV: coeficiente de variación de Pearson (en %).
Especies similares conquiológicamente (de las que sólo se indican los valores medios): O: *N. maffioteanus*; P: *N. moquinianus*; Q: *N. rufobrunneus*; R: *N. chrysaloides*; S: *N. encaustus*; T: *N. helvolus*; U: *N. rupicola*; V: *N. variatus*; Y: *N. ocellatus*; Z: *N. propinquus*.

	A	B	C	D	E	B/A	C/A	D/A	E/B	D*E/A	n
Napaeus huttereri, n. sp., holotipo											
	13.43	4.39	7.60	4.94	3.29						
Napaeus huttereri, n. sp.											
M	14.49	4.50	7.94	5.00	3.50						
m	12.59	4.13	6.92	4.35	3.10						
X	13.36	4.38	7.42	4.71	3.30	0.33	0.56	0.35	0.75	1.16	10
CV	3.21	2.35	3.90	4.80	3.55	4.40	1.89	3.33	3.31	5.93	
O	14.24	5.54	7.72	4.90	3.69	0.39	0.54	0.34	0.67	1.27	14
P	13.17	4.61	6.72	4.08	2.98	0.35	0.51	0.31	0.65	0.92	9
Q	11.96	4.56	6.55	4.10	2.93	0.38	0.55	0.34	0.64	1.01	12
R	13.43	5.62	6.92	4.75	3.86	0.42	0.52	0.35	0.69	1.37	1
S	13.67	4.97	7.85	4.86	3.43	0.36	0.57	0.36	0.69	1.22	17
T	14.67	5.36	8.56	5.44	3.92	0.37	0.58	0.37	0.73	1.46	47
U	14.28	4.04	6.85	4.27	2.89	0.28	0.48	0.30	0.72	0.87	73
V	11.63	4.23	6.53	4.11	2.96	0.36	0.56	0.35	0.70	1.05	52
Y	15.26	5.74	9.22	5.72	3.45	0.38	0.60	0.37	0.60	1.29	1
Z	14.55	5.36	8.33	5.48	4.13	0.37	0.57	0.38	0.77	1.56	21

estrías radiales menos marcadas y por la coloración, ya que la concha de *moquinianus* está provista de flámulas. Finalmente, de *ocellatus* se diferencia por ser más pequeña y estrecha, por tener la última vuelta y la abertura más pequeñas en relación a la altura total y por la coloración, ya que la concha de *ocellatus* tiene flámulas.

Familia Helicidae

Hemicycla* (*Hemicycla*) *flavistoma Ibáñez & Alonso, n. sp.

Descripción

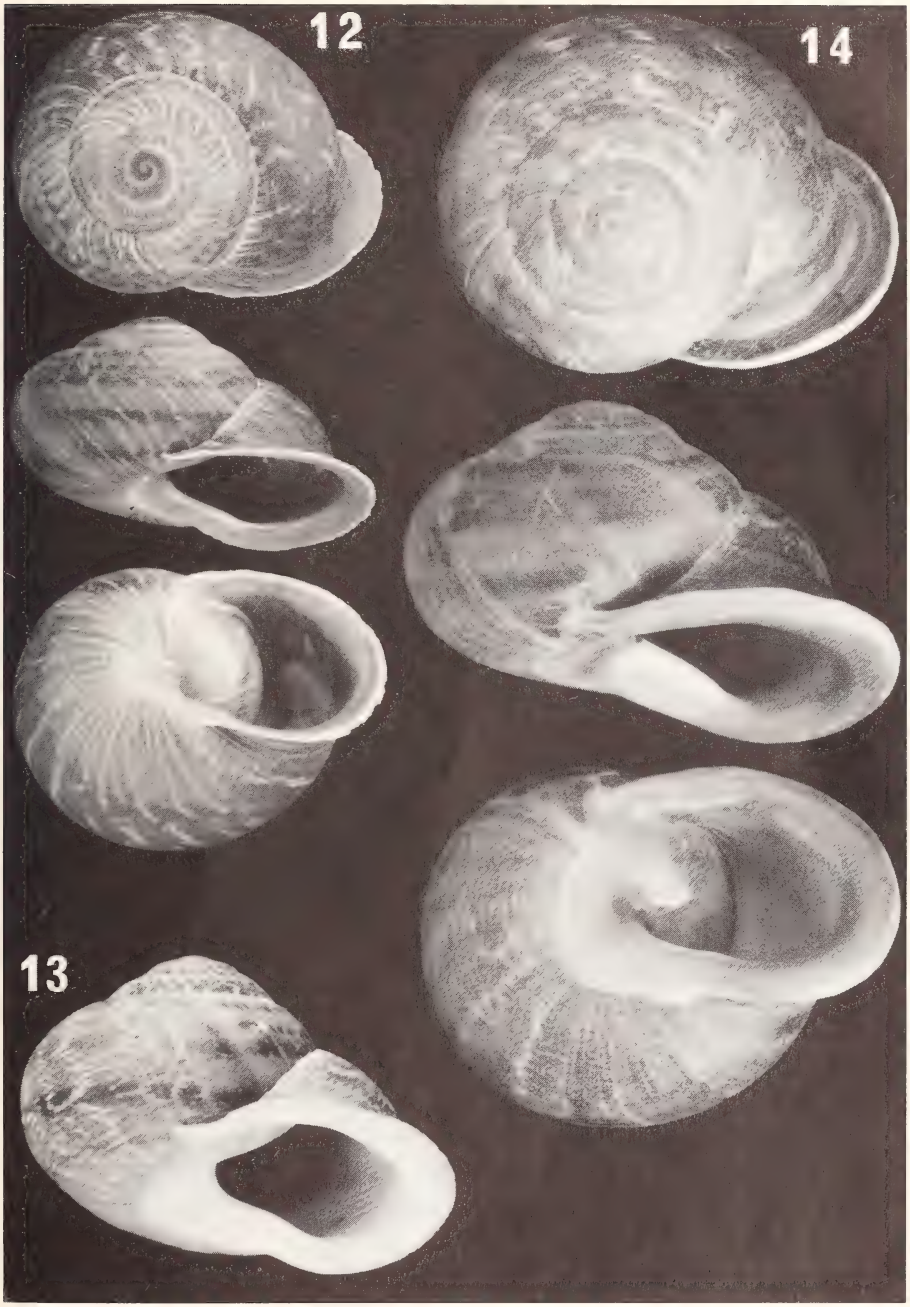
La concha, cuyos datos biométricos se muestran en la Tabla 2, es imperforada, sólida y opaca, con 4¼ vueltas de espira y la sutura bien marcada (Fig. 12). La forma de la concha es globoso-deprimida (su altura no alcanza los 2/3 del diámetro: índice A/B) y las primeras vueltas de espira son poco sobresalientes, correspondiendo a la última el 89 % de la altura total (índice C/A).

La abertura es redondeada, ligeramente más ancha que larga (índice D/E) y tiene en el adulto una inclinación muy variable, siendo la media de 45° con respecto a la columela. Es piriforme, al estar bastante próximos entre sí los bordes del peristoma en el lado parietal, donde quedan unidos (en los ejemplares viejos) por un débil engrosamiento laminar. El peristoma tiene color rosado en el lado de la abertura y está expandido hacia fuera y ligeramente curvado hacia el lado dorsal de la concha, formando una lámina de 1.7 a 2.8 mm de ancho que cubre al ombligo, con los márgenes convergentes en la inserción. Además, el margen columelar está engrosado interiormente por una callosidad generalmente débil, pero nítida.

La característica más destacable de la microescultura de la concha es que está casi completamente granulada, con una granulación gruesa superpuesta a una estriación radial muy nítida (Figs. 15 y 16), que no llega a formar una auténtica costulación. Esta microescultura también se observa en la protoconcha, aunque es más tenue (Fig. 15). En el lado dorsal del peristoma se mantiene la estriación radial, pero desaparece la granulación (Fig. 17).

El animal es oscuro, casi negro. El color básico de la concha es marrón amarillento, ligeramente rojizo, con 5 bandas más oscuras, normalmente interrumpidas, de las que 4 están en el lado dorsal y una en el ventral; en la última vuelta el color es más oscuro en el lado dorsal, ocultando casi por completo a las bandas espirales, pero quedando interrumpido por la presencia de numerosas flámulas radiales, estrechas e irregulares, de color amarillo rojizo. En el lado dorsal del peristoma desaparece la componente oscura de la coloración, teniendo un color amarillo rojizo.

La mandíbula del holotipo (Fig. 18) tiene 5 costillas fuertes y espaciadas. La única rádula examinada (la del holotipo) consta de 149 filas de dientes, con la siguiente fórmula: C + 13L + 21M (Figs. 19—21). El diente central es ligeramente menor que los primeros dientes laterales; tiene forma triangular, con la punta redondeada y no se aprecian ectoconos. Los primeros dientes laterales son más grandes, anchos y robustos que el central; tienen un mesocono con punta redondeada, un endocono apenas esbozado y un ectocono muy pequeño; en los dientes laterales extremos el endocono se hace más visible y el ectocono aparece netamente diferenciado; en los primeros dientes marginales se diferencian perfectamente el mesocono, ectocono y endocono, siendo los 2 últimos puntiagudos; en los últimos marginales, que son casi



Figs. 12—14: Conchas de *Hemicycla*, 2/1. 12) *H. flavistoma*, n. sp. Holotipo. 13) *H. sarcostoma*, lectotipo (NMW 1955.158.869). 14) *H. sarcostoma*, ejemplar de Las Tabaibitas, Orzola, Lanzarote (UTM: 28RFT5031).

laminares, se iguala el tamaño de los dentículos, presentándose a veces cúspides adicionales.

El aparato reproductor (Fig. 22) del holotipo se caracteriza porque el conducto común a la glándula gametolítica y al divertículo es muy largo, con 27 mm de longitud; tras la bifurcación, el divertículo mide 7 mm y el conducto de la glándula gametolítica casi el doble: 12 mm. El pene, con 8 mm de longitud, es 1¼ veces más largo que el epifalo, y el flagelo es ligeramente más largo que el conducto común a la glándula gametolítica y al divertículo, con 30 mm de longitud. Las glándulas mucosas tienen 4 digitaciones cada una.

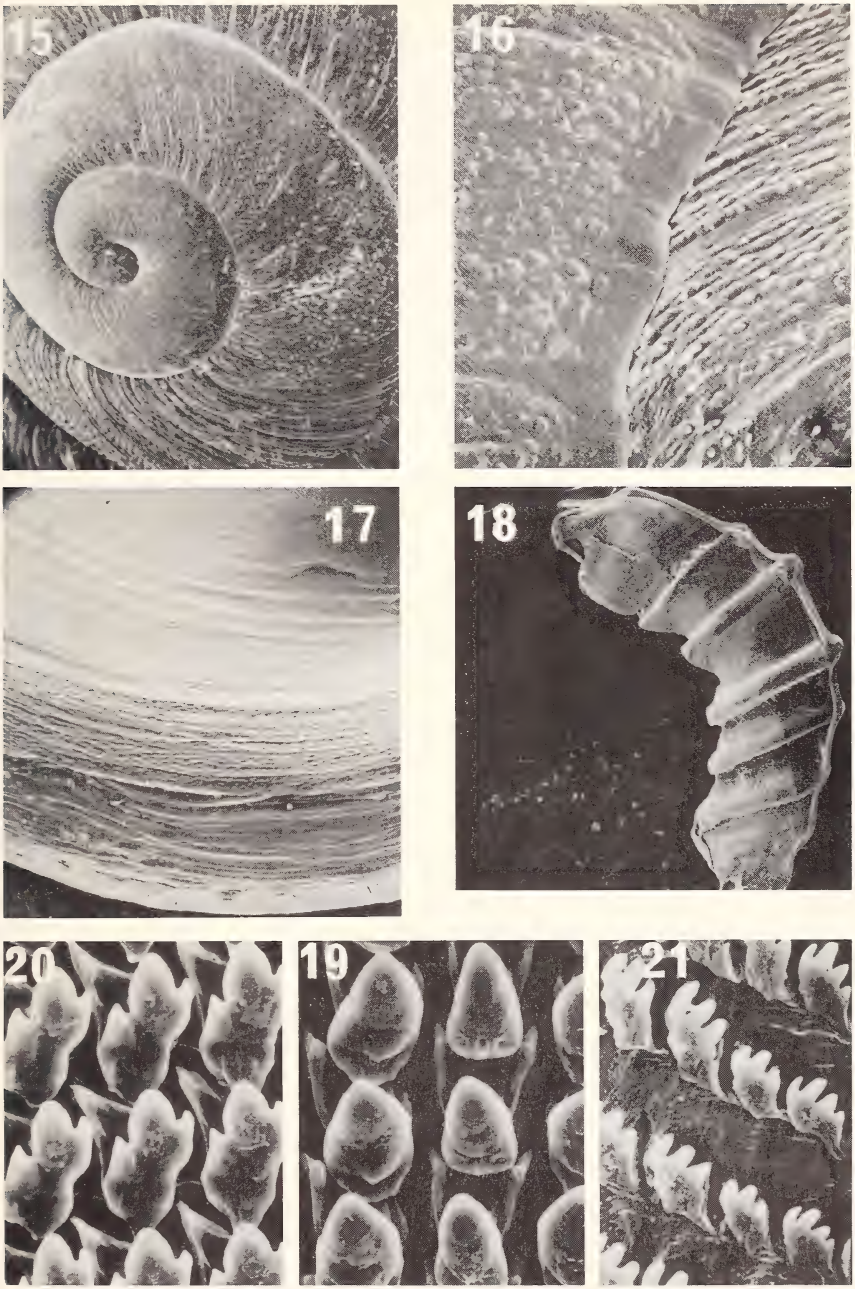
Derivatio nominis: El nombre específico deriva del color amarillo rojizo que tiene el lado dorsal del peristoma.

Holotipo: Recolectado por R. Hutterer el día 5 de Mayo de 1990 en La Caldera (U. T. M.: 28RFT4352), a una altitud de 100 m. Se encuentra depositado en AIT. Sus dimensiones se indican en la Tabla 2.

Paratipos: Recolectados por P. Oromí y R. Hutterer entre los días 1 y 5 de Mayo de 1990, en el mismo lugar que el holotipo; por M. Nogales el día 19 de Diciembre de 1990 en la base de la Montaña de Lobos (U. T. M.: 28RFT4552) a una altitud de 80 m; y por M. Ibáñez entre el 27 de Abril y el 1 de Mayo de 1991 en diversos lugares de la isla, entre 20 y 200 m de altitud (Fig. 3). Se encuentran depositados en: AIT (59 paratipos: 9 en alcohol + 50 conchas), BMNH (3), CGD (4 paratipos, 2 en alcohol + 2 conchas), CHB (91 paratipos: 4 en alcohol + 87 conchas), MNHN (3 paratipos), NMB (3 paratipos), NNM (56530/3), TFMC (5 paratipos), SMF 309246/3) y ZMZ (3).

Tabla 2: Datos biométricos (dimensiones en mm, e índices) de la concha de *Hemicycla flavistoma*, n. sp. y de *Hemicycla sarcostoma* (Webb & Berthelot, 1833). Las medidas están hechas incluyendo el peristoma. A: altura de la concha; B: diámetro de la concha; C: altura de la última vuelta; D: longitud de la abertura (medida en el plano perpendicular al del diámetro y la altura); E: anchura de la abertura (medida en el plano del diámetro y la altura); F: anchura del peristoma (medida en el lado de la abertura); G °: ángulo de inclinación de la abertura (en grados); n: número de ejemplares medidos. Valores: M, valor máximo; m, valor mínimo; X, valor medio; CV: coeficiente de variación de Pearson (en %).

	A	B	C	D	E	F	G°	A/B	C/A	D/E	n
Hemicycla flavistoma, n. sp., holotipo											
	15.35	24.55	12.98	13.30	15.34	1.90	25.20				
Hemicycla flavistoma, n. sp.											
M	16.47	24.55	14.80	13.68	15.34	2.73	61.60				
m	12.75	20.23	11.58	11.58	12.66	1.71	25.20				
X	14.75	22.71	13.05	12.83	13.89	2.11	44.69	0.65	0.89	0.93	15
CV	3.88	4.21	3.94	3.60	5.00	12.82	18.21	3.43	2.36	3.94	
Hemicycla sarcostoma											
M	22.27	31.79	19.85	18.48	20.43	3.93	57.50				
m	19.87	28.40	16.54	16.05	16.30	2.99	41.52				
X	21.30	30.05	18.24	17.30	18.45	3.43	51.59	0.71	0.86	0.94	15
CV	2.82	2.80	3.91	2.97	4.22	5.72	7.35	1.90	2.41	3.94	



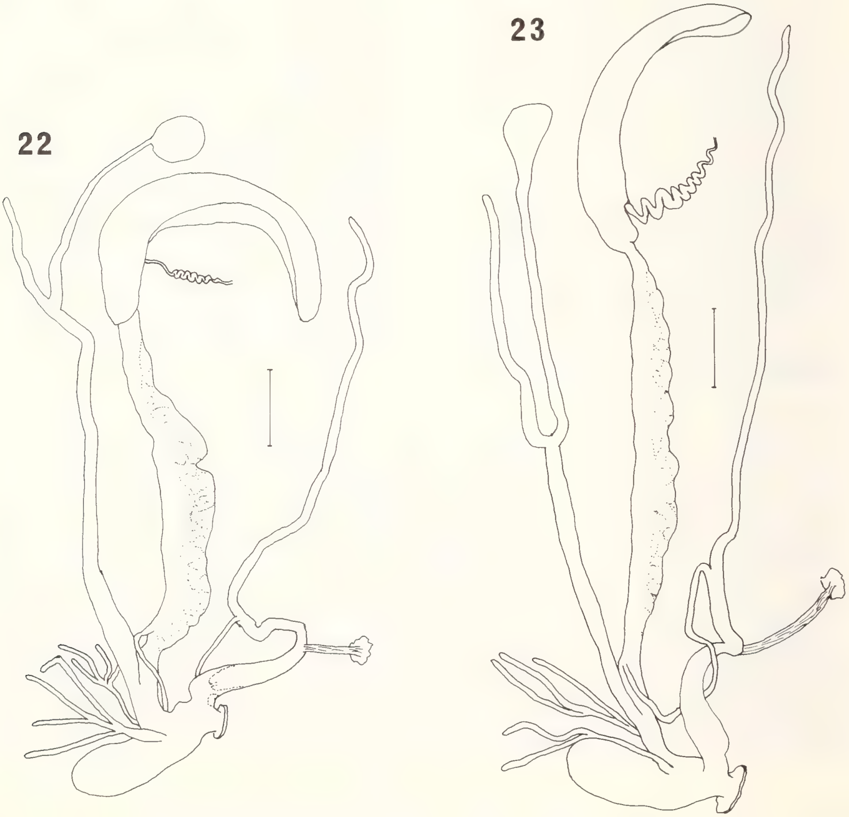
Figs. 15—21: *Hemicycla flavistoma*, n. sp. 15) Protoconcha de un paratipo, 12/1; 16) Detalle de la microescultura de la concha de un paratipo, mostrando la sutura entre la penúltima y la última vuelta, 30/1; 17) Vista dorsal del peristoma de un paratipo, 12/1; 18) Mandíbula del holotipo, 30/1; 19—21) Rádula del holotipo, 550/1.

Discusión

Aunque la concha está granulada exteriormente, como en *Hemicycla* (*Adiverticula*) *adansoni* (Webb & Berthelot, 1833) y en *H.* (*A.*) *mascaensis* Alonso & Ibáñez, 1988, *Hemicycla flavistoma*, n. sp., no pertenece al subgénero *Adiverticula*, por poseer un divertículo en el conducto de la glándula gametolítica.

Por la forma y microescultura de la concha, la especie más próxima es *Hemicycla sarcostoma*, que también se ecuentra en Alegranza (Fig. 3) y de la que se muestra en la Fig. 13 la foto del lectotipo, de Lanzarote (NMW 1955.158.869, sel.: Alonso & Ibáñez, 1988).

Ambas especies se diferencian nítidamenten entre sí por las dimensiones de la concha (que pueden apreciarse claramente en las Figs. 12—14 y que se indican en la Tabla 2), siendo destacable que *flavistoma*, n. sp., es bastante más pequeña que *sarcostoma* y además es más deprimida (el índice A/B es claramente menor) y con el ápice menos sobresaliente (el índice C/A es mayor). Finalmente, *flavistoma*, n. sp., tiene aproximadamente ¼ de vuelta de espira menos.



Figs. 22—23: Aparato reproductor (la escala mide 5 mm). 22) *Hemicycla flavistoma*, n. sp. Holotipo. 23) *Hemicycla sarcostoma*, ejemplar de Las Tabaibitas (Orzola, Lanzarote).

Con respecto al aparato reproductor, el de *flavistoma*, n. sp., (Fig. 22) es más pequeño que el de *sarcostoma* (Fig. 23), lo que es lógico teniendo en cuenta las dimensiones conquiológicas.

Pero además, hay algunas diferencias entre los aparatos reproductores de ambas especies. Por un lado, el conducto común a la glándula gametolítica y al divertículo es más largo en *flavistoma*, n. sp., que en *sarcostoma*. Por otro lado, el divertículo está mucho más desarrollado en *sarcostoma*, llegando a ser prácticamente igual que el conducto de la glándula gametolítica, mientras que en *flavistoma*, n. sp., mide sólo un poco más de la mitad. Por último, el flagelo y el músculo retractor del pene son más largos en *sarcostoma* que en *flavistoma*, n. sp.

Ambas especies se han recolectado juntas en dos lugares de la isla, tanto en estado fósil/subfósil como reciente. En la actualidad, *sarcostoma* está aparentemente en vías de extinción en Alegranza (no hemos recolectado ningún ejemplar vivo, aunque sí alguna concha que conserva el color), mientras que *flavistoma*, n. sp. es bastante abundante. Pensamos que *flavistoma*, n. sp. evolucionó a partir de *sarcostoma*, que tiene una distribución actual y fósil mucho más amplia, al econtrarse también en Lanzarote y en Fuerteventura.

Agradecimientos

Deseamos expresar nuestro más sincero agradecimiento a la Marina de Guerra española por su entusiasta colaboración al transportarnos a la isla de Alegranza; gracias a ella ha podido realizarse este trabajo. Igualmente, a los Drs. A. Martín Hidalgo y M. Nogales, de la Universidad de La Laguna, por la organización de los viajes y recolección de ejemplares y al Dr. R. Hutterer, del Museo Alexander Koenig, por la recolección de ejemplares, la aportación de datos de distribución geográfica de las especies y la lectura crítica del manuscrito.

Resumen

Se describen dos especies de moluscos terrestres nuevas para la Ciencia, procedentes de la isla de Alegranza: *Napaeus* (*Napaeinus*) *huttereri* Henríquez, n. sp. (Enidae), y *Hemicycla* (*Hemicycla*) *flavistoma* Ibáñez & Alonso, n. sp. (Helicidae). Se comparan con las especies más próximas, designándose el lectotipo de una de ellas, *Hemicycla* (*Hemicycla*) *sarcostoma* (Webb & Berthelot, 1833).

Zusammenfassung

Es werden zwei neue Landschneckenarten von der Insel Alegranza (Kanarische Inseln) beschrieben: *Napaeus* (*Napaeinus*) *huttereri* Henríquez, n. sp. (Enidae) und *Hemicycla* (*Hemicycla*) *flavistoma* Ibáñez & Alonso, n. sp. (Helicidae). Diese werden mit den nächstverwandten Arten verglichen; für ein Taxon, *Hemicycla* (*Hemicycla*) *sarcostoma* (Webb & Berthelot, 1833), wird ein Lectotypus designiert. Mögliche Herkunft und Evolution dieser beiden Reliktarten werden diskutiert.

Bibliografía

Henríquez, F., M. Ibáñez, & M. R. Alonso (en prensa): Revision of the genus *Napaeus* Albers, 1850 (Gastropoda Pulmonata: Enidae). I. The problem of *Napaeus* (*Napaeinus*) *nanodes* (Shuttleworth, 1852) and description of five new species. — J. Moll. Stud. (en período de evaluación).

Hesse, P. (1933): Zur Anatomie und Systematik der Familie Enidae. — Arch. Naturgesch., N. F. 2 (2): 145—224.

Hutterer, R. & K. Groh (1991): Two new species of *Cryptella* (Gastropoda: Parmacellidae) from Lanzarote and Alegranza, Canary Islands. — Bonn. zool. Beitr. 42: 339—352.

Ibáñez, M., K. Groh, M. R. Alonso & E. Cavero (1988): Revision of the genus *Hemicycla* Swainson, 1840 (Mollusca, Helicidae) from Tenerife: *Adiverticula* n. subgen., and description of 3 new taxa. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. 4, 10, A (2): 309—326.

Mousson, A. (1872): Révision de la faune malacologique des Canaries. — Neue Denkschr. allg. schweiz. Ges. ges. Naturwiss. 25: 1—176, 6 lam.

Roche, F. La & J. Barquín (en prensa): A computing method for distribution mapping.

Shuttleworth, R. J. (1852a): Diagnosen einiger neuer Mollusken aus den Canarischen Inseln. — Mitth. naturf. Ges. Bern 241/242: 137—146.

Shuttleworth, R. J. (1852b): Diagnosen neuer Mollusken. — Mitth. naturf. Ges. Bern 260/261: 289—304.

Webb, Ph. B. & T. S. Berthelot (1833): Synopsis molluscorum terrestrium et fluviatilium quas in itineribus per insulas Canarias, observarunt. — Annls Sci. nat. 28: 307—326.

Wollaston, T. V. (1878): Testacea atlantica or the land and freshwater shells of the Azores, Madeiras, Salvages, Canaries, Cape Verdes and Saint Helena. — 588 pp., London (Reeve y Co).

María Rosario Alonso, Fátima Cecilia Henríquez & Miguel Ibáñez, Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, E-38206 La Laguna, Tenerife, España.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 339—352	Bonn, November 1991

Two new species of *Cryptella* (Gastropoda: Parmacellidae) from Lanzarote and Alegranza, Canary Islands¹)

R. Hutterer & K. Groh

Abstract. Shell-bearing slugs of the Canary Islands, so far assigned to the genus *Parmacella*, were studied. The taxon *Cryptella*, currently considered as a subgenus of *Parmacella*, is regarded as a full genus, and two new species from Lanzarote and Alegranza are described, thus raising the number of Canarian taxa of *Cryptella* to seven. With a total of 8 species (*Cryptella* 7, *Parmacella* 1) the Canary Islands constitute one of the centers of diversity of the family Parmacellidae.

Key words. Gastropoda, Pulmonata, Parmacellidae, *Parmacella*, *Cryptella*, new species, zoogeography, Canary Islands.

Introduction

Shell-bearing slugs assigned to the genus *Parmacella* Cuvier, 1804 are currently distributed in the Caucasus (USSR, Iran), southern Europe (Spain, S. France), northern Africa (Morocco, Algeria, Libya) and the Canary Islands. Since 1833, when Webb and Berthelot described *Cryptella canariensis*, only one species was recognized to occur in these islands. However, a few years of systematic exploration of the gastropod fauna of the Canaries have increased the number of species from one to six (Alonso et al. 1985, Hutterer 1990, Groh et al. 1991). In this paper we describe two further species which have recently been discovered, and reconsider the rank of *Cryptella* Webb & Berthelot, 1833. The new taxa were first recognized by their shell morphology and subsequently their species status was corroborated by anatomical studies. With eight species so far, the Canary Islands form a center of diversity of the family Parmacellidae.

Material and Methods

This paper supplements previous studies on this group (Hutterer 1990, Groh et al. 1991) and the methods used have been described therein. New material was collected on Lanzarote, Graciosa and Alegranza from April 1990 to May 1991. Voucher specimens of the new materials have been deposited in the following collections (with acronyms in parentheses): Collection Alonso-Ibáñez, Departamento de Zoologia, Universidad de La Laguna, Tenerife (AIT), Museo de Ciencias Naturales de Tenerife (TFMC), Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN), Senckenberg-Museum, Frankfurt (SMF), Zoologisches Museum der Universität Zürich (ZMZ), Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden (NNM), and in the study collections of K. Groh, Darmstadt (CGD) and R. Hutterer, Bonn (CHB).

---

¹) Notes on the Malacofauna of the Canary Islands, no. 22; no. 21: Nuevas especies de moluscos terrestres (Gastropoda, Pulmonata) de la isla de Alegranza (Archipiélago Canario). — Bonn. zool. Beitr. 42: 325—338, 1991.

Systematic Part

Genus *Cryptella* Webb & Berthelot, 1833

Type species: *Cryptella canariensis* Webb & Berthelot, 1833, by original designation.

Emended diagnosis: Small shell-bearing slugs confined to the Canarian Archipelago. Body slender, sole narrow. Mantle broad, extending over almost half of the body length; in its posterior part the protoconch of the shell is visible. Embryonic shell not integrated into the spathula, not even in adult shells. Spathula narrow, elongated, and only slightly convex. Atrium without accessory appendices. Spermatophore simply curved, not spirally. Basal plate of central tooth of the radula without emargination.

Remarks: *Cryptella* was described by Webb & Berthelot (1833, 1835) as a full genus but subsequently synonymized with *Parmacella* by Fischer (1855), an action which was followed by authors such as Mousson (1872) and Wollaston (1878). Wiktor (1983) was the first to analyze the reproductive system of a Canarian species; as a consequence, he used *Cryptella* again as a subgenus of *Parmacella*, as did Alonso et al. (1985), Diaz et al. (1986), Hutterer (1990), and Groh et al. (1991). Hutterer (1990) recorded a species of *Parmacella* (*Cryptella*) from Pliocene sediments of Fuerteventura and stressed the long history of *Cryptella* in the Canary Islands. However, we regard the new data assembled in this paper as strong evidence for a full generic rank of *Cryptella*.

Table 1: Character differences between *Cryptella* and *Parmacella*.

Characters:	A	B	C	D	E	F	References
Cryptella							
alegranzae n. sp.	0	—	0	0	0	—	a
auriculata	0	0	0	0	0	32	b
canariensis	0	0	0	0	0	32	b, c, d
famarae n. sp.	0	0	0	0	0	28	a
parvula	—	—	—	0	—	—	d
susannae	0	0	0	0	0	26	b, d
tamaranensis	—	—	0	0	—	—	d
Parmacella							
festae	1	1	1	1	—	—	c, e, f
deshayesi	1	1	1	1	—	~12	c, e, g
ibera	1	—	1	1	—	—	c, e, h, f
olivieri	1	1	1	1	—	~16	c, i
tenerifensis	1	1	1	1	1	17	e, d
valenciennii	1	1	1	1	1	16	c, e, k

Characters:

A:	Accessory appendices absent (0) or present (1)
B:	Spermatophore simply curved (0) or spiral (1)
C:	Embryonic shell not fully covered by mantle (0) or fully covered (1)
D:	Embryonic shell not covered by spathula (0) or partially covered by spathula (1)
E:	Basal part of central tooth of radula smooth (0) or with deep emargination (1)
F:	Maximum number of hooks at the spermatophoral disc.

References:

a	This study
b	Groh et al. 1991
c	Wiktor 1983
d	Hutterer 1990
e	Alonso et al. 1985
f	Alonso et al. 1986
g	Fischer 1855
h	Likharev & Wiktor 1980
i	Forcart 1959
k	Alonso & Ibáñez 1981.

Parmacella differs from *Cryptella* in the characters enumerated in the above diagnosis. The species of *Parmacella* are regularly larger; have a broader sole; in adults the mantle completely covers the shell; often part of the embryonic shell is integrated into the spathula; the spathula is more rounded and convex; the atrium bears two accessory appendices; the spermatophore is spirally coiled. There may be further differences in the shape of the central teeth of the radula and the morphology of the spermatophoral disc (Tab. 1), however, only few species of *Parmacella* have been studied in this respect so far. The differences in the numbers of hooks of the spermatophoral disc (26—32 in *Cryptella*, 12—17 in *Parmacella*) are of particular interest. Wiktor (1987) has demonstrated for the Milacidae, the sister group of the Parmacellidae, that the complex structures of the spermatophores are highly characteristic on the species level and possibly also for higher categories.

In several aspects *Cryptella* is more similar to the Asiatic genus *Candaharia* Godwin-Austen than to *Parmacella*, for example in the absence of accessory appendices of the reproductive system (Likharev & Wiktor 1980). However, we have not examined specimens of that genus and therefore are inclined to postpone further conclusions. Also the internal anatomy of the reproductive system, particularly of the penis and the female stimulator, may provide other characters useful for a comparison between *Cryptella*, *Parmacella*, and *Candaharia*; unfortunately, these structures have not yet been analyzed in any of these genera.

Cryptella famarae n. sp.

Parmacella (*Cryptella*) *canariensis canariensis* (Webb & Berthelot 1833): Hutterer 1990, p. 78, pl. 1, fig. 3; subfossil shells from Orzola [SMF 308432].

Material: Type series: Lanzarote, Riscos de Famara below Ermita de las Nieves, 600 m [UTM 28RFT4320], 12. V. 1986, A. Machado leg., 31 ex. in alcohol, shells isolated (AIT 633/20 + holotype; TFMC/5; SMF/1; MNHN/1; NNM/1; CGD/1; CHB/1).

Referred material: Same locality as holotype, 3. VIII. 1990, R. Hutterer leg., 159 shells (ZMZ/10; MHNH/10; SMF/10; CGD/10; CHB/119); Risco de Famara, near Las Bajas, 150 m, 12. VII. 1987, R. Hutterer leg., 3 shells (CHB); 1 km E Playa Famara, 28. IV. 1991, R. Hutterer & O. M. Molina leg., 9 shells (CHB); Galeria de Famara, c. 150 m, 12. II. 1991, M. R. Alonso & M. Ibáñez leg., 3 shells (AIT); Risco de Famara below Mirador del Rio, 3. VIII. 1990, R. Hutterer leg., 9 shells (CHB).

Referred subfossil shells: Lanzarote, Orzola, Playa de las Canteras, Quarternary slope deposits, 108 shells (Hutterer 1990). La Graciosa, Montaña Agujas, Quaternary slope deposits, 30. IV.—3. V. 1991, R. Hutterer & O. M. Molina leg., 96 shells (CHB); Playa de las Conchas, fossil dunes, 2. V. 1991, R. Hutterer & O. M. Molina leg., 33 shells (CHB).

Distribution: The species is presently confined to the steep slopes and the foothills of the Risco de Famara, Lanzarote, but in former times probably had a wider distribution, including the island of Graciosa (Fig. 1).

Diagnosis: A dark species of *Cryptella* from Lanzarote, shell large, reproductive organs with a free simple female stimulator and a complex S-shaped spermatophore.

Description: Animal: Medium size (sole-length 32 to 41 mm, mantle-length 17 to 23 mm in ethanol-preserved adult specimens). Coloration of body in preserved specimens greyish brown with many small black dots, turning into yellowish brown towards sole and tail; black dots are concentrated at the tail except for the keel; the sole is light brown with a darker greyish brown edge of c. 2 mm. Mantle reddish

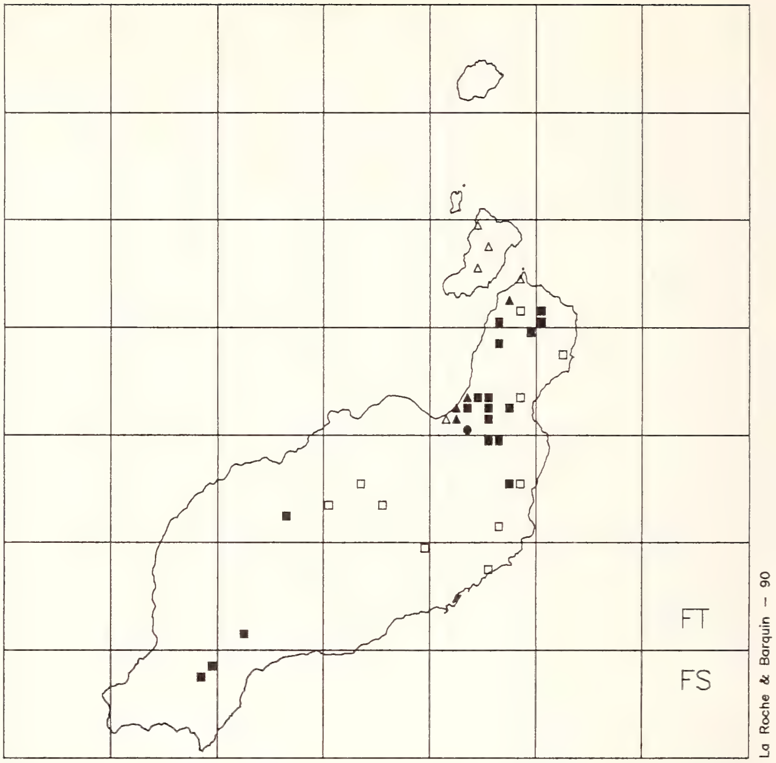
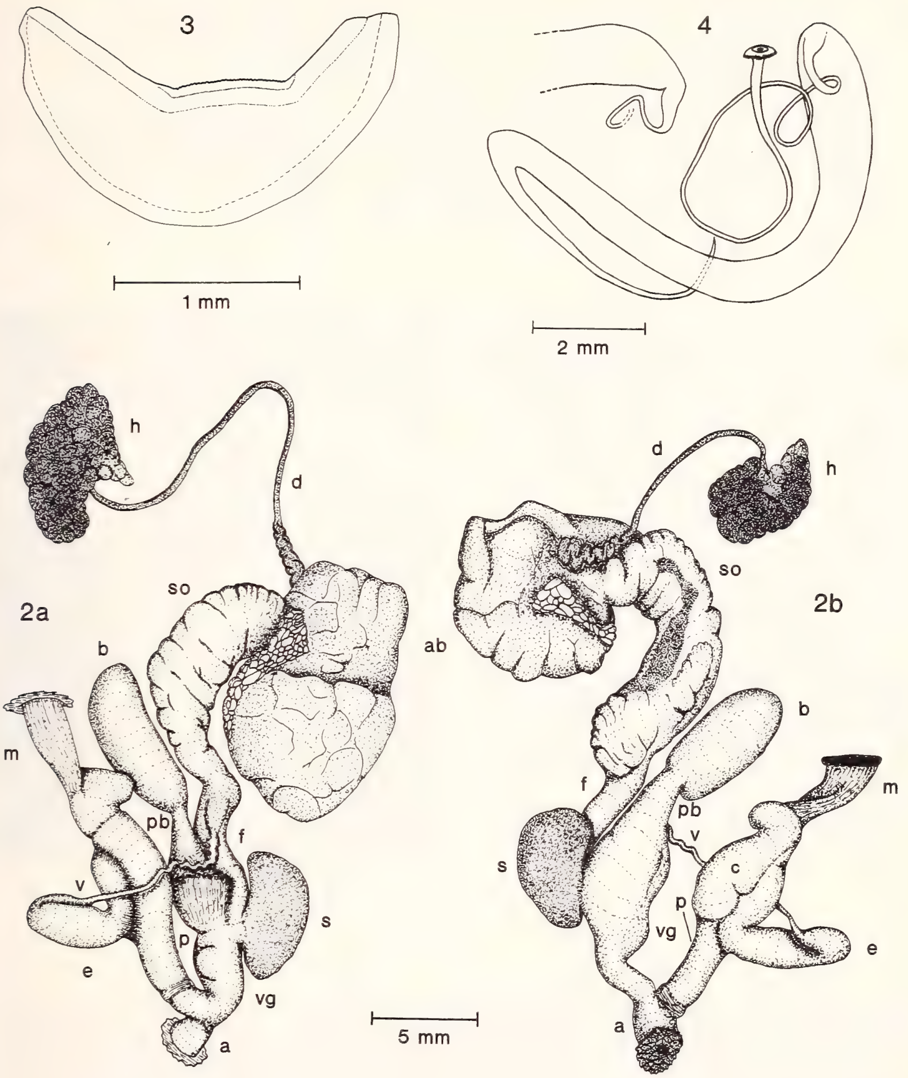


Fig. 1: Past and present distribution of *Cryptella canariensis* (squares) and *Cryptella famarae* n. sp. (triangles) in Lanzarote and Graciosa; black symbols represent living specimens, open symbols subfossil shells. The black circle indicates a locality where both species were found, *C. famarae* n. sp. in the cliff (= type locality) and *C. canariensis* on top of the cliff.

brown with broad black streaks in its posterior part, turning into an irregular web-pattern or more often into small, elongated blotches.

Genital anatomy (Fig. 2): The penis is of medium size; the penial sheath with the penis caecum is folded; the upper part of the epiphallus is strongly fastened by muscular fibres; the epiphallus has the same thickness as far as the origin of the vas deferens. At the base of the penis a narrow muscular ring is situated; the musculus retractor penis is short and moderately broad; at its insertion there is a significant protuberance which is probably formed by part of the caecum. The vagina is long, the small, reniform female stimulator is not attached to the sole; the bursa copulatrix is oblong-ovate, its duct short but longer than the free oviduct; the hermaphroditic gland is trilobate and very small; its duct relatively wide and only slightly coiled in its proximate sixth.

Spermatophore: The spermatophore is an S-shaped twisted tube with a wide distal part from where it tapers gradually to the needle-like proximal end; the filiform distal tube is branching off at an angle of 90°, then coiled and in the last fifth continuously widening until the spermatophoral disc (Fig. 4). The latter is large with a small aper-



Figs 2—4: *Cryptella famarae* n. sp.; genitalia in ventral (2a) and dorsal (2b) view; (3) jaw; (4) spermatophore. Abbreviations: a = atrium; ab = albumen gland; b = bursa copulatrix; c = penis caecum; d = ductus hermaphroditicus; e = epiphallus; f = free oviduct; h = hermaphroditic gland; m = musculus retractor penis; p = penis; pb = pedunculus of bursa copulatrix; s = female stimulator; so = spermoviduct; v = vas deferens; vg = vagina.

ture and a broad margin, exhibiting 28 medium-sized hooks (Fig. 5). Of three dissected adult specimens, two had 1 spermatophore each in their bursa copulatrix.

Radula: The central tooth is characterized by a narrow mesocone attached by two shorter but broader ectocones; the basal part is broadly bulged up. The lateral teeth are longer than the central teeth, with heavy cylindrical mesocones, one of the two small ectocones is strongly reduced. Towards the lateral margins the small ectocones become more and more reduced, and the mesocone pointed (Fig. 6).

The radular formula is (C + 38L + 14M) x 114. The size of the central tooth is approx. 51 x 35 μm, of the inner lateral teeth approx. 60 x 33 μm, of the outer lateral teeth approx. 64 x 26 μm and of the marginal teeth approx. 47 x 15 μm.

Jaw: The oxignath jaw is small and simple (Fig. 3), with a very fine serration in its middle part.

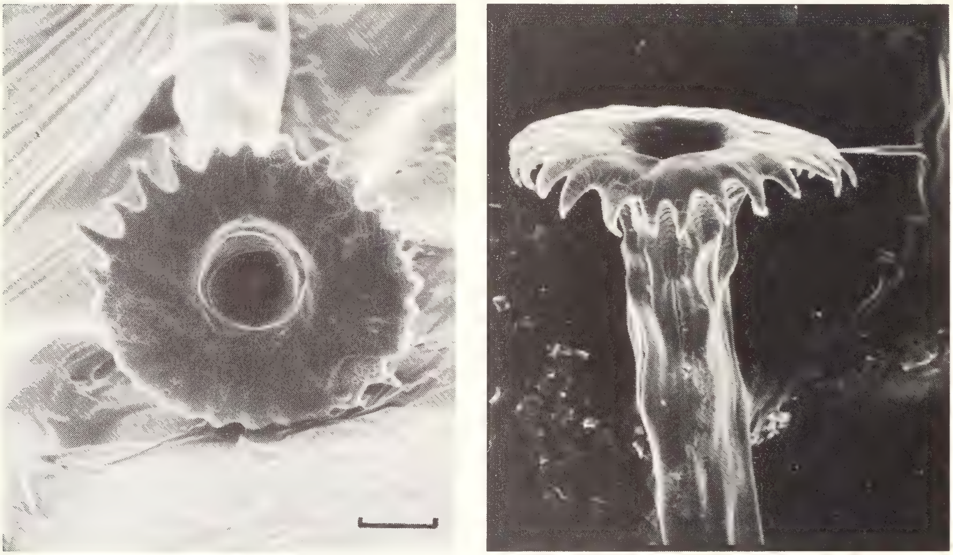


Fig. 5: *Cryptella famarae* n. sp.; spermatophoral disc. Scale = 0,1 mm [SEM photos: M. Ibáñez].

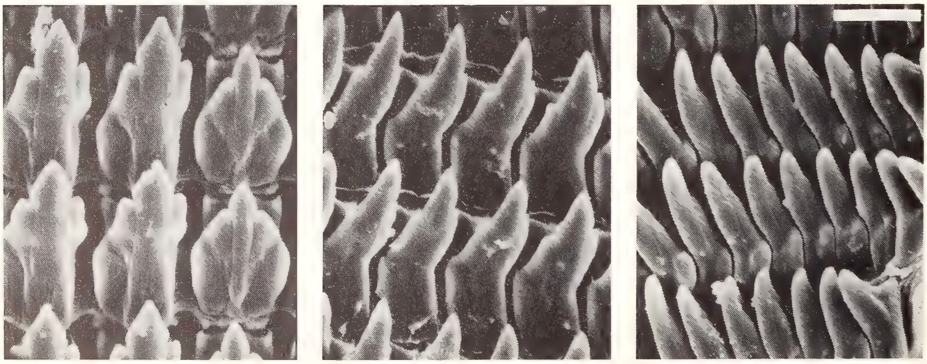


Fig. 6: *Cryptella famarae* n. sp.; radula; central, lateral and marginal teeth. Scale = 30 μm. [SEM photos: M. Ibáñez].

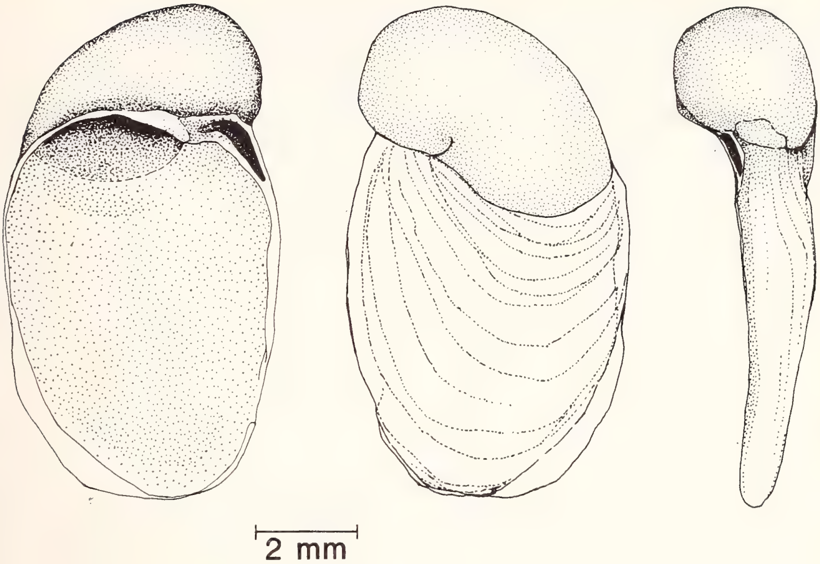


Fig. 7: *Cryptella famarae* n. sp.; shell in dorsal, ventral and lateral view.

Shell: Large shell with a large protoconch (length x width in the type series: 5,24 ± 0,29 x 3,32 ± 0,19, n = 9; for further measurements see Hutterer 1990: Tab. 1, sample "Lanzarote subf."). The nucleus of the latter is clearly visible, as the suture stays nearly uncalcified. The aperture of the protoconch is small, nearly round, its columellar margin with a significant callus. In lateral view the angle between apertural margin and spathula is approximately 110 to 120° (Fig. 7).

Ecology: *Cryptella famarae* was found only at the ridge and in the steep slopes of the Famara Cliffs in the north of Lanzarote. The few specimens found alive by A. Machado on 12 May 1986 were feeding on leaves of *Reichardia famarae*. Fresh shells were found in May 1990 at the bottom of almost vertical rocky cliffs entirely covered by lichens. The Famara Cliffs are famous for their rich vegetation (Kunkel 1982); they form a relict habitat for numerous plants and animals dependent on permanent moisture.

In May 1991 subfossil shells of *Cryptella* were found at three localities of Graciosa, which represent the first record of the genus for this island. The materials probably date from the Pleistocene and Holocene. The shells agree very well with shells of the living *C. famarae* from Lanzarote and we conclude that they represent the same species which, however, does no longer occur in Graciosa. The island is very arid today, and humid cliffs such as in Famara are no longer present.

Comparisons: *C. famarae* differs from the other species of which the anatomy is known (see figures in Groh et al. 1991; the unique holotype of the extinct *C. tamaranensis* [Hutterer, 1990] was not dissected) by the reproductive system, jaw, spermatophore, and radula. The most similar species is *C. canariensis* Webb & Berthelot, 1833, of which *C. famarae* can be distinguished by the colour (dark brown without bluish tinge, as in *C. canariensis*), the smaller body size, and the relative size of the shell (49 % of mantle length, versus 33 % in *C. canariensis*). Differences in the reproductive system are: male and female genitalia are considerably smaller; the penis retractor muscle and epiphallus are shorter; the hermaphroditic gland is small and three-lobed (much larger and multi-lobate in *C. canariensis*); the spermatophore is S-shaped, the filiform part is thinner and breaking off with a strong constriction at a 90° angle; the terminal disc (Fig. 5) has a broad margin, a narrow opening and 28 hooks (narrow margin, wide opening and 32 hooks in *C. canariensis*); the jaw is a simple plate (with anchor plates on both sides in *C. canariensis*); the central and lateral teeth of the radula have a narrow mesocone, and the marginals are slimmer.

Cryptella alegranzae n. sp.

Type material: Canary Islands, Lanzarote, Alegranza Is., La Caldera, 30. IV.—5. V. 1990, R. Hutterer leg., dehydrated carcass with shell, reproductive organs, radula (SMF), 24 dried carcasses (CHB), 120 shells (TFMC/10; MNHN/10; NNM/10; SMF/10; ZMZ/10; CGD/10; CHB/50); same locality, 1. V. 1991, M. Ibáñez leg., 23 shells, 1 carcass (AIT/24); El Malpais, 4. V. 1990, R. Hutterer leg., 3 shells (CHB); El Veril, sand dunes, 30. IV. 1990, R. Hutterer leg., 7 shells (CHB); foot of Montaña Lobos [= type locality; UTM: 28RFT4552], 19. XII. 1990, M. Nogales leg., 4 juveniles and 1 subadult preserved in alcohol (AIT 1473/4 + holotype). All specimens besides the holotype are paratypes.

Distribution: Confined to the island of Alegranza (Fig. 8).

Diagnosis: A small brown species of *Cryptella* characterized by small shell measurements and anatomical details of the reproductive system.

Description: Animal: In the juveniles the ground colour of the mantle is reddish-brown; the rest of the body is light grey with a concentration of small black blotches along a lateral band running from the head to the tail; the tail is darkest. Colour of sole pure white, sharply contrasting against the lateral grey of the foot. The dark pigmentation is stronger in the remains of adult specimens, giving the full-grown animal a rather dark appearance. A subadult animal had a sole length of 28 mm and a mantle length of 14 mm; the species therefore appears to be rather small (Fig. 9).

Genital anatomy (Figs 10—11): Only two dried carcasses yielded parts of the reproductive organs after re-hydration, in addition, one complete subadult specimen was dissected; from these the following observations could be taken. The genital is small; the penis is long and the penial sheath folded; a striking circular structure is probably formed by the penis caecum; the long epiphallus (longer than the penis) is strongly fastened by muscular fibres in its uppermost part, then becoming more slender in its distal third. The musculus retractor penis is broad and relatively long. At the base of the penis there is a narrow muscular ring. The female stimulator is as large as the male reproductive organs; it is long-oval and bent in the middle. A part of the ductus hermaphroditicus is preserved; it is relatively wide and heavily coiled over a longer distance from its origin. The spermatheca is globular and has a short duct which is widest at its origin. The free oviduct is relatively long, nearly as long as the pedunculus of the spermatheca. The albumen gland is extremely large.

Spermatophore: The complete carcass contained a fragment of a spermatophore representing the main body (Fig. 14). It measures only 3 mm in length and 0.25 mm in width, which is less than half the size of the spermatophore of *C. famarae* (Fig. 4) and the other species.

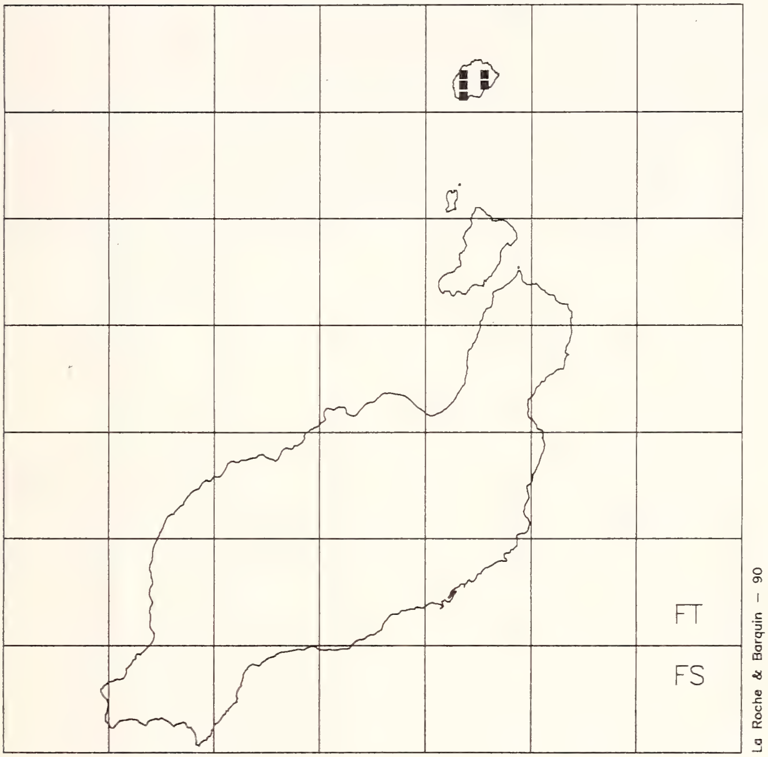


Fig. 8: Current distribution of *Cryptella alegranzae* n. sp.

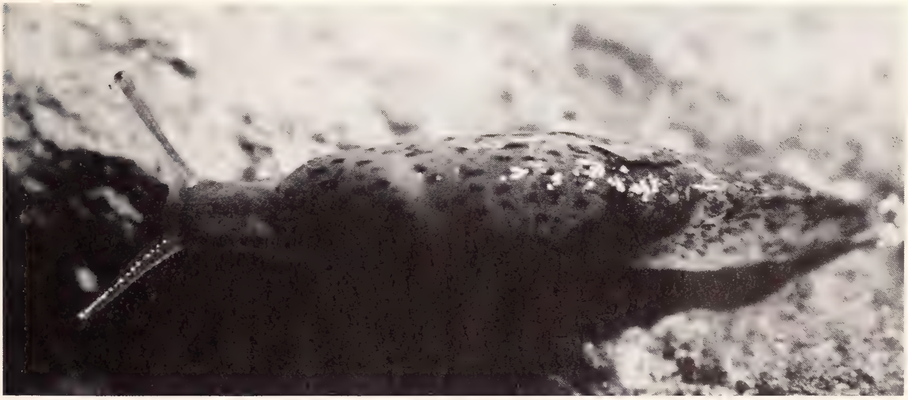
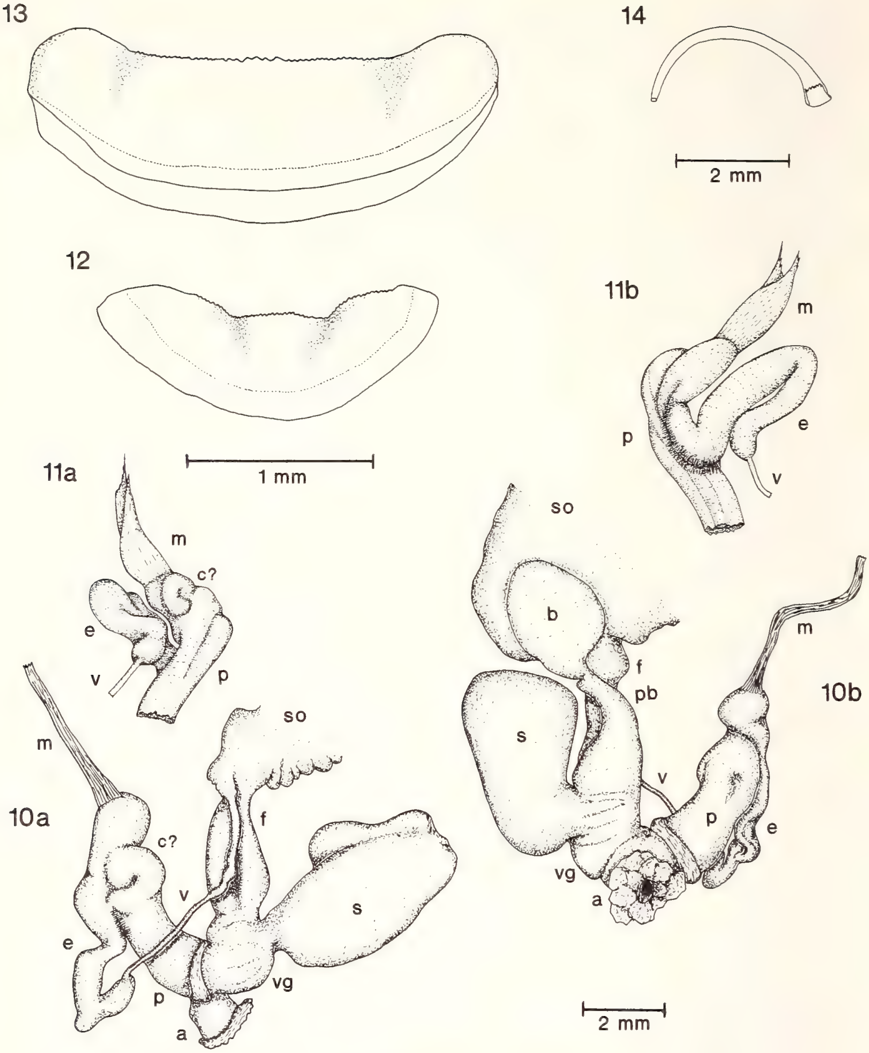


Fig. 9: Living juvenile of *Cryptella alegranzae* n. sp., sole length 20 mm [Photo: M. Ibáñez].


13
14
2 mm
12
11b
m
e
p
v
11a
1 mm
m
c?
e
v
p
so
b
f
pb
m
10b
s
v
p
e
vg
a
m
so
10a
c?
f
v
s
e
p
vg
a
2 mm

Figs 10—14: *Cryptella alegranzae* n. sp.; fragments of adult (10) and subadult (11) genitalia in ventro-lateral (a) and dorso-lateral (b) view; (12) subadult and (13) adult jaw; (14) fragment of spermatophore. Abbreviations as in Figs 2—4.

Radula: Central tooth (44 x 33 µm) with a broad mesocone and a broad basis, lateral (54 x 30 µm) and marginal (46 x 21 µm) teeth with pronounced ectocones (Fig. 15). The radular formula is (C + 33L + 10M) x 139.

Jaw: Oxignath, with an undulated cutting edge (Figs 12—13), about two-thirds of the cutting edge finely serrated.

Shell: Generally small; protoconch length 4,47 ± 0,27, protoconch width 2,86 ± 0,10, shell length 9,53 ± 0,52, shell width 5,21 ± 0,41 mm (n = 10). Protoconch in-

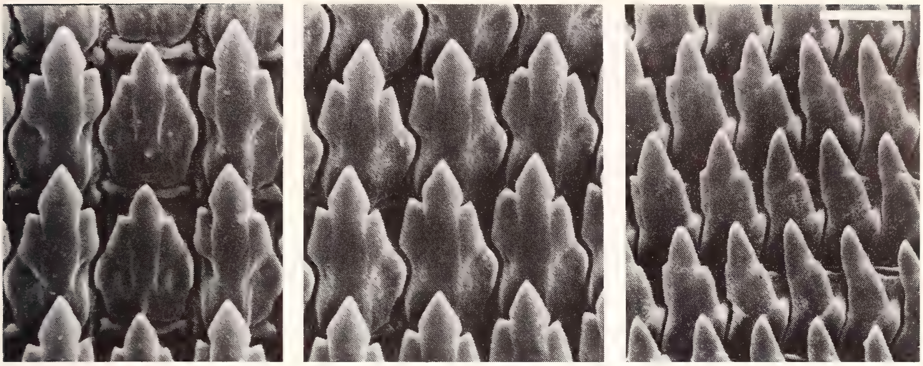


Fig. 15: *Cryptella alegranzae* n. sp.; radula, samples of central, lateral and marginal teeth. Scale = 39 µm. [SEM photos: G. Oleschinski].

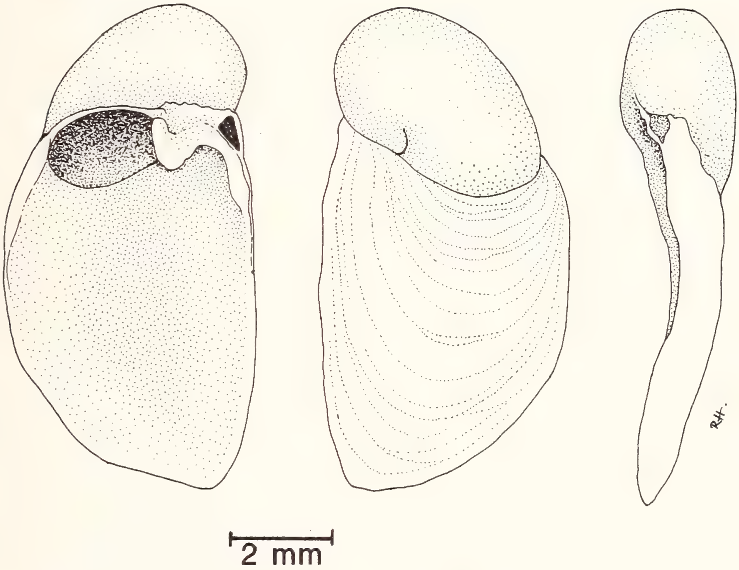


Fig. 16: *Cryptella alegranzae* n. sp.; shell in dorsal, ventral and lateral view.

termediate in size between *C. canariensis* and the Pliocene *C. parvula* (Hutterer, 1990) and rounder in shape than in *C. canariensis* and *C. auriculata* (Mousson, 1872) (Fig. 16). Out of 120 shells 25 % were malformed which is a rather high proportion (see Hutterer 1990: Tab. 2).

Ecology: On Alegranza the current distribution of *Cryptella alegranzae* is confined to the north-facing slopes of the caldera; fresh shells and carcasses were found under rocks in relict vegetation. Today the range of this species is extremely localized; findings of subfossil shells in dune deposits outside the crater show that the species had previously a wider distribution on the island. — One subadult specimen contained three tiny nematodes.

Comparisons: *Cryptella alegranzae* differs from all the extant species of the genus by the small size and the round shape of the shell; only *C. parvula* has a smaller shell.

Discussion

The new taxa raise the number of species of the genus *Cryptella* to seven, of which two (*parvula*, *tamaranensis*) are already extinct. Until recently, the Pliocene *C. parvula* represented the earliest record of the genus (Hutterer 1990). However, since then we have been able to study a shell fragment of *Cryptella* (Coll. Jaeschke) consisting of most of the protoconch, which Mrs. A. Jaeschke collected in the Miocene sediments of Orzola, Lanzarote. While the fragmentary condition of the specimen does not allow a proper identification, it is nevertheless rather similar in size to *C. alegranzae*; the protoconch measures 4,43 x 2.95 mm. This fragment shifts the origin of *Cryptella* further back into Miocene times. Fossils of *Parmacella*, however, are known with certainty from the Pliocene of Morocco (Jodot 1955), the Pleistocene of England (Cambridge 1981), and the Pliocene and Pleistocene of France (Wenz 1923), but not from the Canary Islands. The single extant Canarian species, *Parmacella tenerifensis* Alonso, Ibáñez & Diaz, 1985, therefore may have originated from a more recent introduction. In contrast, *Cryptella* seems to be a rather old and isolated group.

Wiktor (1984, 1989) discussed the polarity of a number of characters within the Zonitoidea, for example the stepwise reduction of the shell from *Oxychilus* to *Daudebardia*, *Parmacella* and *Milax*, where only a tiny shell fragment remains. Within the Parmacellidae a slight reduction of the shell from *Candaharia* to *Cryptella* and *Parmacella* can be observed. In contrast, the complexity of the spermatophores increases from *Cryptella* to *Parmacella* and is highest in the Milacidae (Wiktor 1987). The same counts for the accessory appendices or glands, which are absent in *Oxychilus*, *Candaharia* and *Cryptella*, but present in *Parmacella* and most complex in the Milacidae (Wiktor 1981).

If these polarities are applied to the slugs under study, then *Cryptella* shows a plesiomorphic and *Parmacella* an apomorphic condition in most of the characters listed in Table 1, which is in agreement with the palaeontological record. *Parmacella* seems to be a derived member of the Parmacellidae while *Cryptella* appears to be a more ancestral group with a relict distribution in the Canary Islands.

Although we know more about the Parmacellidae than a few years ago, this knowledge still remains a fragmentary mosaic. Further studies of fossil shells from various levels and islands, and the study of the biology and ecology of the extant forms will hopefully complement our view of the evolution of this interesting group.

Acknowledgements

We are grateful for the support which we received from our companions and colleagues. M. R. Alonso and M. Ibáñez provided specimens, photographs, distribution maps, and discussed with us various aspects of this work. A. Martín and M. Nogales organized the excursions to

Alegranza for which the Marina de Guerra española provided the essential transport. M. Ibáñez, A. Jaeschke, A. Machado, O. M. Molina, M. Nogales and P. Oromi collected specimens which we used for our study. G. Oleschinski provided some of the SEM photographs, L. M. Alvaré and M. Ibáñez prepared the Spanish summary and H. von Issendorff checked the English language. We are also grateful to H. Nordsieck for his helpful comments on the manuscript.

Zusammenfassung

Die Rucksackschnecken der Kanarischen Inseln werden bisher der weitverbreiteten Gattung *Parmacella* zugerechnet. Neue, in der vorliegenden Studie zusammengefaßte Erkenntnisse sprechen jedoch dafür, daß die meisten der kanarischen Arten einer seit dem Miozän getrennten monophyletischen Gruppe angehören, für die der Name *Cryptella* revalidiert wird. Mit zwei weiteren, hier erstmals beschriebenen Arten von Lanzarote und Alegranza sind nun 1 *Parmacella*- und 7 *Cryptella*-Arten von den Kanaren bekannt. Damit stellt diese Inselgruppe ein Diversitätszentrum der Parmacellidae dar.

Resumen

Se realiza un estudio comparativo de las especies de Parmacellidae presentes en las Islas Canarias, asignando al taxón *Cryptella* (que hasta ahora tenía la categoría de subgénero de *Parmacella*), la categoría de género independiente. Se describen dos especies nuevas de Lanzarote y Alegranza, elevando así a 7 el número de taxones canarios de *Cryptella* y a 8 el total de especies de la familia, por lo que se concluye que el archipiélago constituye uno de los centros de diversidad de la familia. Finalmente, se considera que *Cryptella* mantiene los caracteres ancestrales de la familia, con una distribución relíctica en Canarias, mientras que *Parmacella* parece ser, por sus apomorfías, un miembro derivado de la misma.

References

Alonso, M. R. & M. Ibáñez (1981): Estudio de *Parmacella valenciennesii* Webb & Van Beneden, 1836, y consideraciones sobre la posición sistemática de la familia Parmacellidae (Mollusca, Pulmonata, Stylommatophora). — Boll. Soc. Hist. Nat. Balears 25: 103—124.

Alonso, M. R., M. Ibáñez & J. A. Diaz (1985): A new slug from the Canary Islands (Pulmonata: Parmacellidae). — Arch. Moll. 116: 57—65.

Alonso, M. R., M. Ibáñez & J. A. Diaz (1986): Clave de identificación de genero *Parmacella* Cuvier 1804 (Gastropoda: Pulmonata). — Iberus 6: 141—147.

Cambridge, P. (1981): *Parmacella* (Pulmonata: Parmacellidae), a slug new to the Pleistocene of Britain. — J. Conch. 30: 329—330.

Diaz, J. A., M. R. Alonso & M. Ibáñez (1986): Los pulmonados desnudos de las Islas Canarias. I. Superfamilia Testacelloidea Gray 1840 y Zonitoidea Morch 1864. — Vieraea 16: 81—96.

Fischer, P. (1855): Mélanges de Conchyliologie. — Actes Soc. Linn. Bordeaux 20: 357—400, 4 pls. [No. 6 — *Parmacella Deshayesii*, p. 380—396, pl. 5.].

Forcart, L. (1959): Révision de *Parmacella olivieri* Cuvier et position systématique du genre *Parmacella* Cuvier. — Basteria 23: 39—44.

Groh, K., M. R. Alonso & M. Ibáñez (1991): Studies on *Parmacella* (*Cryptella*) from Fuerteventura and Lanzarote (Canary Islands) (Gastropoda Pulmonata: Parmacellidae). — Arch. Moll. 121: in press.

Hutterer, R. (1990): Recent and fossil slugs of the genus *Parmacella* in the Canary Islands, with descriptions of three new species (Pulmonata: Parmacellidae). — Arch. Moll. 120: 73—93.

Jodot, P. (1955): Les subdivisions du Pliocène dans le nord de l'Afrique (Algérie-Maroc) d'après les faunes de mollusques continentaux. — Ed. Serv. géol. Maroc, Rabat, Notes et Mém. 126: 5—112, pls. 1—8.

Kunkel, G. (1982): Los Riscos de Famara (Lanzarote, Islas Canarias): breve descripción y guía florística. — Naturalia Hispanica 22: 1—118.

Likharev, I. M. & A. Wiktor (1980): The slugs of USSR and adjacent countries (Gastropoda terrestria nuda). — Fauna SSR, Leningrad, III (5), 437 pp. [In Russian].

Mousson, A. (1872): Revision de la faune malacologique des Canaries. — N. Denkschr. allg. schweiz. Ges. gesamt. Naturw. 25: 1—176, pl. 1—6.

Webb, P. B. & S. Berthelot (1833): Synopsis molluscorum terrestrium et fluviatilium quas in itineribus per insulas Canarias observarunt. — Ann. Sci. nat. 28: 307—326.

Webb, P. B. & S. Berthelot (1835): Sur le genre *Cryptella* et description d'une nouvelle espèce (*C. canariensis*). — Mag. Zool. Guerin 5: 1—8, pl. 63.

Wenz, W. (1922): Fossilium Catalogus I: Animalia, Gatropoda extramarina tertiana. I. Stylommatophora. — 736 pp., Berlin (W. Junk).

Wiktor, A. (1981): Genus-group level classification of Milacidae (Gastropoda, Pulmonata). — Malakol. Abh. Mus. Tierkde. Dresden 7: 145—153.

Wiktor, A. (1983): Parmacellidae of the Mediterranean area and Canary Islands (Gatropoda: Pulmonata). — Malakol. Abh. Mus. Tierkde. Dresden 9: 81—96.

Wiktor, A. (1984): Die Abstammung der holarktischen Landnacktschnecken (Mollusca, Gastropoda). — Mitt. dtsch. malak. Ges. 37: 119—137.

Wiktor, A. (1987): Spermatophores in Milacidae and their significance for classification (Gastropoda, Pulmonata). — Malakol. Abh. Mus. Tierkde. Dresden 12: 85—100.

Wiktor, A. (1989): Limacoidea et Zonitoidea nuda. — Fauna Poloniae 12: 1—206.

Wollaston, T. V. (1878): Testacea atlantica, or the land and freshwater shells of the Azores, Madeiras, Salvages, Canaries, Cape Verdes and Saint Helena. — 588 pp.; London (Reeve).

Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1; Klaus Groh, Georg-Spengler-Straße 23, D-6100 Darmstadt-Arheilgen.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 353—368	Bonn, November 1991

Aenigmatistes (Diptera: Phoridae), Aschiza with a ptilinum!

R. H. L. Disney

Abstract. A revised key to *Aenigmatistes* Shelford 1908, is provided. The unknown males of *A. africanus* Shelford 1908, and *A. latifrons* Schmitz 1924, are described along with the unknown female of *A. herero* (Enderlein 1912): and *A. londti* sp. n. is described from a male from Malawi. The anterior face of the peculiar frons of *Aenigmatistes* is interpreted as a permanently exposed ptilinum, which has elvolved independently of the ptilinum of Schizophora (which is invaginated after adult emergence is complete) or of the ptilinum of some Syrphidae (which is lost by contraction after adult emergence).

Key words. Diptera, Aschiza, Phoridae, key, new species, ptilinum, phylogeny.

Introduction

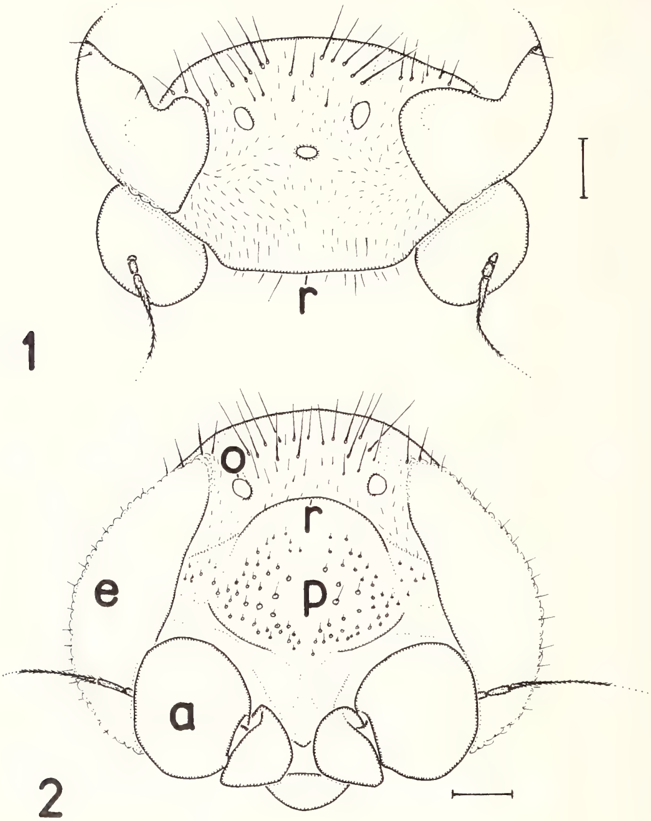
Shelford (1908) described the genus *Aenigmatistes* on the basis of a single female. He rightly emphasised the curious frons, whose anterior part, facing forwards, is almost at right angles to the posterior part, facing upwards (cf. Figs 18—19). This feature subsequently proved to be characteristic of the males also (e. g. Figs 1—2). Otherwise our knowledge of *Aenigmatistes* has largely increased by the addition of new species; culminating in Beyer's (1959) key to the males of seventeen species, but omitting the two species then only known in the female sex. The latter, however, are included in Schmitz's (1933) key to the known females.

While Beyer's key has been useful for the specialist, it has proved frustrating for others. The key has a number of couplets based on unsatisfactory distinctions. Furthermore it includes a number of significant errors. It perpetuates Schmitz's (1929) error that characterised *A. foveolatus* Schmitz as lacking scutellar bristles. The type lacks bristles, but their sockets are present. The bristles are only absent from the specimen through damage. Beyer adds errors of his own. For example he attributes ocelli to *A. ocelliscaptus* Schmitz, when Schmitz (1955) unequivocally states "Ozellen fehlen gänzlich". Likewise Beyer states that *A. ovalifacies* Schmitz has a hair palisade on the fore tibia when Schmitz (1941) clearly states "Vorderschienen ohne Börstchen und ohne Palisade".

Having experienced difficulties with Beyer's key, I drafted an alternative. This in turn led to recognition of an undescribed species and of the undescribed males of the two species omitted from Beyer's key. In addition the undescribed female of *A. herero* (Enderlein) has been recognised. In the course of examining a range of specimens I have been led to a re-assessment of the peculiar frons in this genus. This paper presents my revised key, describes the new species and undescribed sexes of known species, and discusses the peculiar frons.

I am grateful to Dr L. Matile (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris), Dr H. Ulrich (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn), Dr B. R. Stuckenberg (Natal Museum, Pietermaritzburg) and K. G. V. Smith (formerly of the Natural

History Museum, London) for the loan of valuable specimens in their cares. My work on Phoridae is now being supported by grants from the Isaac Newton Trust (Trinity College, Cambridge) and the Harold Hyam Wingate Foundation (London).



Figs 1—2: *Aenigmatistes foveolatus* male frons. 1, from above; 2, from front. a = antenna (segment 3), e = eye, o = a posterior ocellus, p = ptilinum, r = post-ptilinal ridge (or arch). (Scale bars = 0.1 mm).

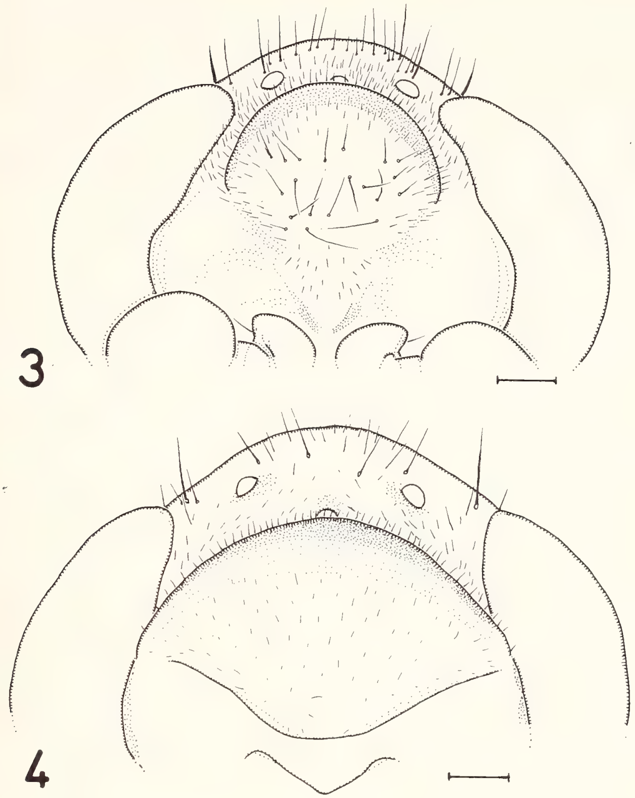
Key to species of *Aenigmatistes*

(The females of most species are unknown, so the key to females needs to be used with caution).

1 Wings fully developed. Males 2
— Wings vestigial (Figs 13—14). Females 22

Males:

2 Ocelli absent 3
— At least the posterior pair of ocelli present 8
Note: doubtful cases are keyed both ways.



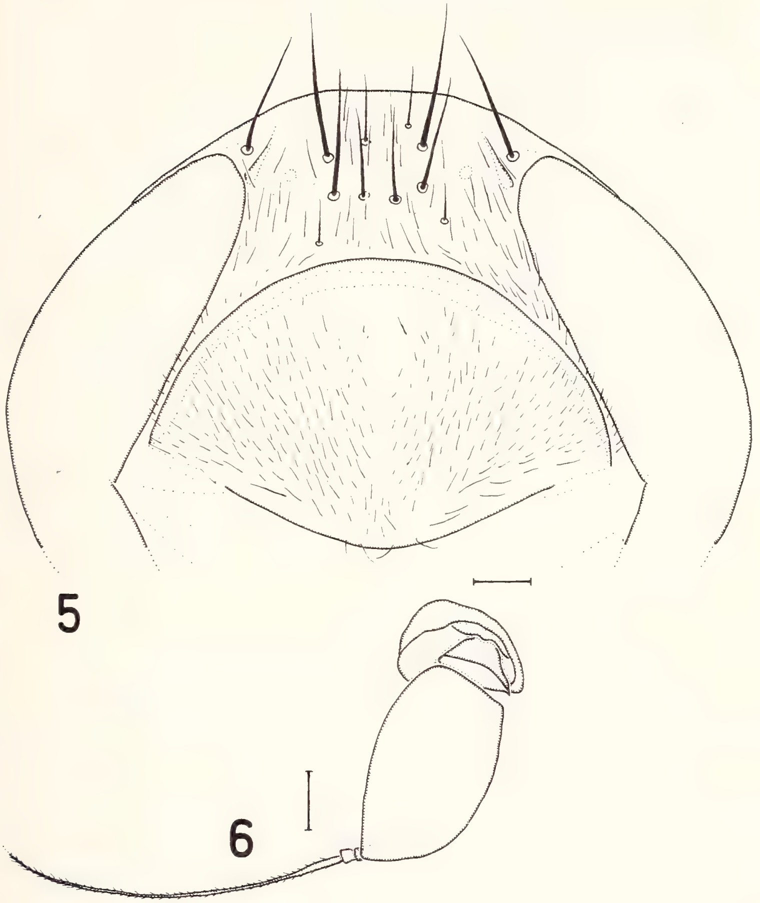
Figs 3—4: *Aenigmatistes* males, frons from front. 3, *A. africanus*; 4, *A. herero*. (Scale bars = 0.1 mm).

3 A pair of bristles present in middle of upper face of frons ("pre-ocellar" bristles) . 4
— No "pre-ocellar" bristles present 6
4 With six bristles on scutellum. Wing length less than 5 mm 5
— With 12—14 bristles on scutellum. Wing length more than 7 mm ....
.... *ocelliscaptus* Schmitz, 1955
5 With two, widely separated, "pre-ocellar" bristles. With only three bristles on notopleuron .... *pictus* Schmitz, 1955
— With four "pre-ocellar" bristles in a transverse row (Fig. 5). With six bristles on notopleuron 11
6 Scutellum without hairs or bristles. (Also the scutum lacks bristles, and the hairs of the tegula are stronger than any on scutum or mesopleuron) ... *nudus* Schmitz, 1924
— Scutellum with bristles 7
7 Wing length >3.0 mm .... *ovalifacies* Schmitz, 1941
— With length <2.5 mm .... *ocelliprivus* Schmitz, 1941
8 A pair of pre-ocellar bristles present, adjacent to, or just in front of, anterior ocellus 9
— No pre-ocellar bristles 11

9 The transition from the upper face of the frons to the anterior face marked by a sharply demarcated arch-shaped, angled in profile, ridge (e. g. Figs 2—5) 10
— This transition gradual and there is no arch-shaped ridge .... *priscus* Beyer, 1959
10 Inner margin of eye very close to posterior ocellus. An antero-lateral pair of bristles on upper face of frons .... *reichenspergeri* Schmitz, 1953
— Inner margin of eye well separated from a posterior ocellus. No antero-lateral bristles on upper face of frons .... *angolanus* Schmitz, 1955
11 At most with only the two posterior ocelli present, and these are reduced (Fig. 5) or even absent. Third antennal segment clearly longer than broad (Fig. 6) .... *elongatus* Beyer, 1959
Note: If scutum and scutellum lack bristles return to couplet 6.
— With three ocelli. Third antennal segment never as elongated as in Fig. 6 12
12 Hairs on frons more or less uniform in size .... *scutellatus* (Becker, 1909)
— Some hairs on vertex of frons are clearly longer and more robust (e. g. Figs 1—4). 13
13 Hind tibia with at least two postero-dorsal bristles in basal half. Mesopleuron bare .... *transvaalensis* Schmitz, 1940
— Hind tibia with at most a single postero-dorsal bristle in basal half. Mesopleuron with hairs, at least in upper half 14
14 Front tibia with 1—3 short, spine-like, bristles in basal half (Figs 7—8) ....*herero* (Enderlein, 1912)
— Front tibia without bristles in basal half 15
15 Antero-dorsals of hind tibia hair-like. Legs yellowish grey. (Anterior ocellus at most only half diameter of a posterior ocellus) .... *suppar* Schmitz, 1955
— Antero-dorsals of hind tibia usually more spine-like; when reduced (e. g. Fig. 12) then the legs are brown 16
16 A longitudinal hair palisade on posterior face of front tibia (Fig. 9) 17
— Front tibia without a longitudinal hair palisade 18
17 Vein h brown and it slopes backwards (Fig. 21). Scutellum with 8—12 bristles. Haltere dark greyish brown (Frons as Fig. 20) .... *latifrons* Schmitz, 1924
— Vein h pale and almost straight (Fig. 22). Scutellum with 6—8 bristles. Haltere pale brown. (Frons as Fig. 3) .... *africanus* Shelford, 1908
18 Hind tibia with only antero-dorsal bristles in basal three quarters, and even these may be weak and few in number (Fig. 12) 19
— Hind tibia with both antero-dorsals and anterior bristles in basal three quarters .. 20
19 Hind tibia with a single, longitudinal, dorsal hair palisade (Fig. 12). (Frons as Figs 1—2) .... *foveolatus* Schmitz, 1929
— Hind tibia with two longitudinal hair palisades, one dorsal and a weaker postero-dorsal, and with a row of robust hairs between them (Fig. 24) (Frons as Fig. 23; hypopygium as Figs 25—26) .... *londti* sp. n.
20 Costal section 1 <2.5x section 2 .... *armiger* (Brues, 1910)
— Costal section 1 >2.5x section 2 21
21 Haltere knob dark brown .... *blattiformis* (Schmitz, 1933)
— Haltere knob pale brown, and in part devoid of pigment ...... *cilipes* Schmitz, 1927

Females:

Note: The females of most species are unknown. Certain identification will depend, therefore, on association with males.
22 Thorax and abdominal tergites with some long hairs, as well as general clothing of short hairs 23
— Thorax and abdominal tergites with clothing of short hairs only 25
23 The long hairs on thorax and abdomen are largely restricted to hind margins of the sclerites 24
— The long hairs in these positions are clearly not restricted to hind margins of sclerites .... *reichenspergeri* Schmitz
24 Abdomen generally brown .... *angolanus* Schmitz
— Abdomen very dark brown .... *pictus* Schmitz



Figs 5—6: *Aenigmatistes elongatus* male. 5, frons from front; 6, right antenna, inner face. (Scale bars = 0.1 mm).

25 Upper frons relatively short but very broad (e. g. Fig. 15) 26
— Upper frons relatively long and not so broad (e. g. Fig. 19) 28
26 Wing rudiment only about half length of side of abdominal tergite 2 *armiger* (Brues)
— Wing rudiment about as long as side of abdominal tergite 2 (Fig. 13) 27
27 Hairs on wing rudiment in two rows along the leading edge only *blattiformis* Schmitz
— Hairs on wing rudiment in several rows, not restricted to leading edge (Fig. 13) ...
.... *herero* (Enderlein)
28 Palp with strongly differentiated apical bristle (Fig. 18). Eyes relatively large (Fig. 19) .... *latifrons* Schmitz
— Palp without such a differentiated bristle. Eyes relatively small.... *africanus* Shelford

Aenigmatistes Shelford, 1908

Aenigmatistes Shelford, 1908: 150
Type-species: *A. africanus* Shelford, by monotypy.

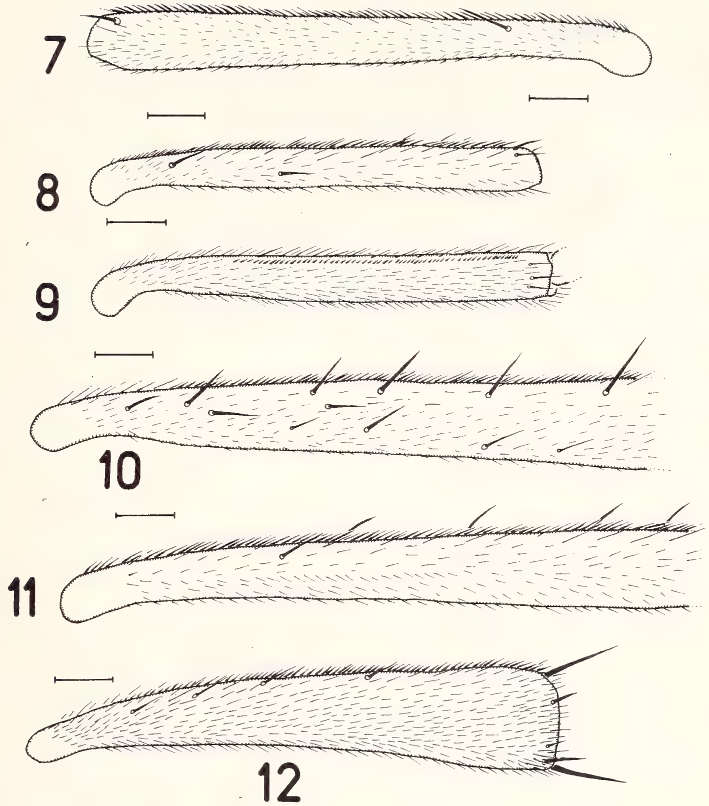
Diagnosis: Male: Frons with upper face almost at right angles to lower face, typically with the angulation forming a sharply-ridged arch. The lower face of frons below this arch essentially unsclerotised, and bears scattered hairs. Supra-antennal bristles lacking. Upper face of frons without a median furrow and with chaetotaxy tending to be reduced from the front rearwards. Arista pre-apical in position. Thorax a little flattened dorso-ventrally. Anterior spiracles somewhat high on pleural region. Mesopleuron undivided and usually hairy. Hind tibia with one or more longitudinal hair palisades. Mid tibia usually with at least one hair palisade. Tibiae generally with scattered, short bristles. Wing with vein 3 unforked and costal cilia short.
Female: Dorso-ventrally flattened. Abdominal tergites occupy entire dorsal side. Thorax with tergites fused into a single structure, embracing the dorsally-situated anterior spiracles. Wings reduced to rudiments. Halteres absent. Frons modified as in male. Upper frons broader than long. Ocelli absent. Chaetotaxy greatly reduced or absent. Arista as in male. Legs as male, but with femora and tibiae much shortened.

Aenigmatistes africanus Shelford, 1908

Aenigmatistes africanus Shelford, 1908: 151. Holotype ♀, KENYA, Kisumu, Victoria Nyanza (Paris Museum) [Not examined, as it has been lost. A neotype is designated below].

Male (Figs 3, 9, 22): Lower frons as Fig. 3. Upper frons with three well-developed ocelli and differentiated bristles restricted to vertex. Palps and third antennal segments brownish orange. A differentiated bristle at apex of palp. Scutellum with 6—8 bristles. Mesopleuron with numerous hairs. Legs pale brown. Hind tibia with an irregular row of 3—7 anterior and 3—4 antero-dorsal short, spine-like, bristles and a single, dorsal, hair palisade. Mid tibia with a dorsal to antero-dorsal palisade in basal half and a posterior to postero-dorsal palisade in apical half, but dorsally with spaced hairs, which are more spine-like in lower half. With 2—4 short, antero-dorsal spines in upper half and 2—3 anterior spines near middle. Front tibia with a longitudinal, postero-dorsal, hair palisade, starting just before mid point (Fig. 9). Haltere knob mainly brown, but with paler patches. Wing length 3.45—3.58 mm. Costal index 0.63—0.65. Costal ratios 1.57—1.63 : 1. Costal cilia 0.06 mm long. With 3—6 hairs at base of vein 3. With 2—3 hairs on axillary ridge. Vein Sc fading away long before reaching R1. Thick veins pale greyish yellow. Thin veins pale grey. Membrane only lightly tinged grey. Vein h pale and angle with costa of at least 75° (Fig. 22).

Material examined: 2 ♂, MALAWI, Zomba, 1100 m altitude, at light, 24—27. IX. 1980 (J. G. H. Londt & B. R. Stuckenberg). In view of the loss of the holotype of *A. africanus*, one of these specimens has been designated the Neotype. It is deposited in the Natal Museum, South Africa. The other specimen is deposited in the University Museum of Zoology, Cambridge.



Figs 7—12: *Aenigmatistes* males. 7—9, front tibiae. 7—8, *A. herero* anterior face of a larger and a smaller specimen; 9, *A. africanus* posterior face. 10—12, hind tibiae. 10, *A. herero* anterior face; 11, *A. herero* posterior face; 12, *A. foveolatus* anterior face. (Scale bars = 0.1 mm).

Aenigmatistes elongatus Beyer, 1959

Aenigmatistes elongatus Beyer, 1959: 56. Holotype ♂, ANGOLA, Benguela District, Marco de Canavezes (Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgium) [not examined].

Male (Figs 5—6): It is evident that the posterior pair of ocelli may be so reduced that they are seemingly absent. Such specimens would run to couplet 3, rather than 4, in Beyer's (1959) key.

Material examined: 1 ♂, ZAMBIA, Lusaka, I. 1980 (R. A. Beaver).

Aenigmatistes foveolatus Schmitz, 1929

Aenigmatistes foveolatus Schmitz, 1929: 200. Holotype ♂, SUDAN, Gell River Post, 70 miles from Bahr-el- Gebel. (British Museum — Natural History) [examined].

Male (Figs 1—2, 12): as pointed out above, Schmitz (1929) mistakenly reported that this species had no scutellar bristles. In Beyer's (1959) key this species should have run out at couplet 13 or 15, not at 10.

Material examined: Holotype ♂. 13 ♂, SENEGAL, Forêt de Fathala, Forêt de Bandia, and Ferlo Fété Olé 16—17. VIII, 20. IX. and 13. XII. 1976 respectively (G. Couturier).

Aenigmatistes herero (Enderlein, 1912)

Metopotropis herero Enderlein, 1912: 52. Holotype ♂, NAMIBIA, Aubes. (Stettiner Zoologisches Museum) [not examined].
Conoprosopa herero Brues, 1915: 105.

Male (Figs 4, 7—8, 11): The males of this species do not key out satisfactorily in Beyer's (1959) key.

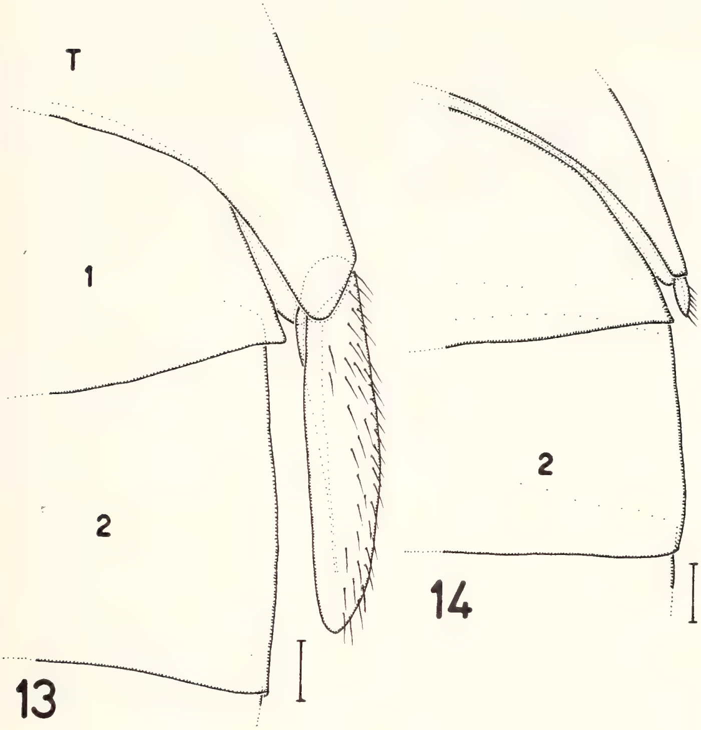
Female (Figs 13, 15—17): Generally brown, but head and thorax tending to be paler. Frons, thorax and abdomen devoid of bristles. The clothing hairs weakest on frons and strongest on abdominal tergites. Frons as Figs 15—16. The pale brown antennae and palps as Fig. 17. The only differentiated bristle at apex of palp is very short. The thorax is longer than the first abdominal tergite. Wing rudiment as Fig. 13. Abdominal venter with a few hairs along midline of segments 4—5 and many in a broad band across the whole of 6. The pale cerci are short, but broad, with pale hairs. Legs pale dirty yellow. Fore femur broad. Fore tibia with a short dorsal and antero-dorsal spine at apex. Fore tarsus with segment 5 almost as long as metatarsus. Segments 2—4 short. Segments 1—4 with a short, blunt, postero-dorsal, apical spinule. Mid femur somewhat broad. Basal half of mid tibia with 1—4 (usually 3) strong antero-dorsal spines and sometimes a weaker postero-dorsal one as well. The apical spurs and spines all strong. Mid tarsus with 5—6 spines on metatarsus, 3—5 on segment 2, and two on both segments 3 and 4. Hind femur sharply broadening in first quarter, so that dorsal edge forms a bulge. Hind tibia with 3—5 (usually 3) antero-dorsal spines in basal third and 2—4 dorsal (or near-dorsal) spines below these.

Material examined: 1 ♂, 5 ♀, BOTSWANA, Farmer's Brigade, IX. 1986 and IV. 1987 (P. Forchhammer); 1 ♀ Serowe, IX. 1986 (P. Forchhammer). 1 ♂ SOUTH AFRICA, Pietermaritzburg, Merrivale. 20. X. 1979 (B. R. Stuckenberg). 1 ♂ ZIMBABWE, Binga District, 17° 20' S, 28° 04' E, 9. VI. 1988 (C. Tingle). 2 ♂, ZAMBIA, near Namibian border, Sesheke, c. 950 m altitude, X. 1989—III. 1990 (W. Slobbe).

Aenigmatistes latifrons Schmitz, 1924

Aenigmatistes latifrons Schmitz, 1924: 298. Syntype ♀, KENYA, Tana River (Paris Museum). [examined, a syntype ♀ was also found in the Museum Alexander Koenig, Bonn. This specimen has been designated the lectotype and retained in Paris. The Paris specimen then becomes the paralectotype. It has been deposited in Bonn].

Female (Figs 14, 18—19).
Male (Figs 20—21): upper frons brown, but almost black just behind front edge and around ocelli, and as Fig. 20. Palps and third antennal segments pale brownish orange. A differentiated bristle at apex of palp. Scutellum with 8—12 bristles. Mesopleuron with numerous hairs. Legs pale brown. Hind tibia with 8—11 anterior and 1—4 antero-dorsal, short, spine-like bristles and a single dorsal hair palisade.



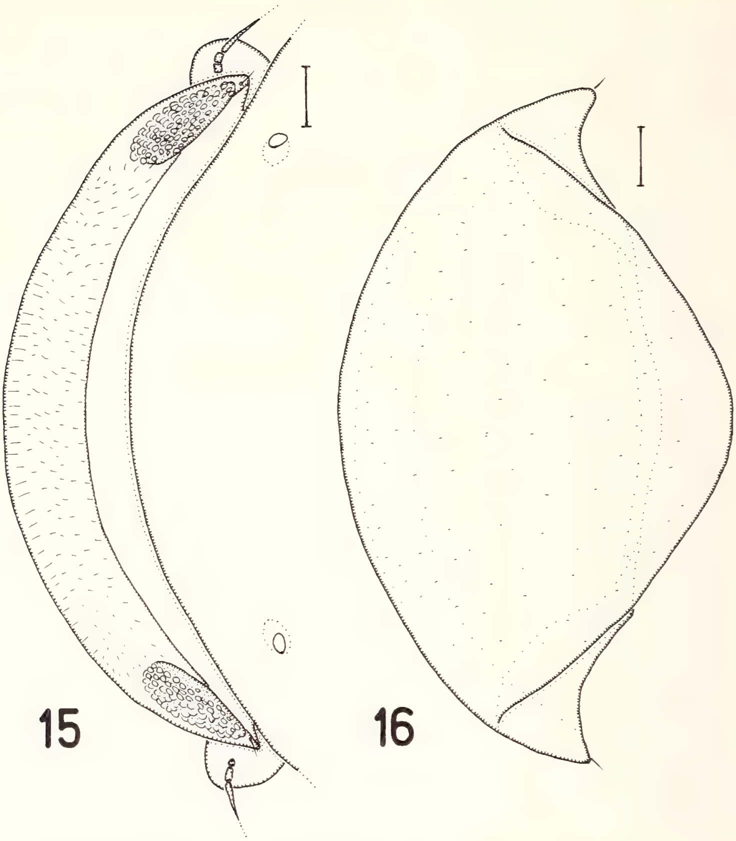
Figs 13—14: *Aenigmatistes* females, wing rudiments from above (T = thorax, 1 and 2 = 1st and 2nd abdominal tergites). 13, *A. herero*; 14, *A. latifrons*. (Scale bars = 0.1 mm).

Mid tibia similar to *A. africanus*, there being an irregular scatter of 4—8 spines on anterior face. Postero-dorsal palisade of front tibia starts well before middle. Haltere with dark greyish brown knob and paler stem. Wing length 3.0—3.4 mm. Costal index 0.61—0.63. Costal ratios 1.22—1.52 : 1. Costal cilia 0.05—0.07 mm long. With 2—7 hairs at base of vein 3. With 3—8 hairs on axillary ridge. Vein Sc distinct at base only. Vein h distinctly brown and angle with costa at most 70°, so that distal end is clearly nearer wing base than basal end (Fig. 21). Veins and membrane generally darker than in *A. africanus.*

Material examined: Lectotype and paralectotype (see above). 3 ♂, 3 ♀, ZAMBIA, Lusaka, XI & XII. 1979, I. 1980 (R. A. Beaver).

Aenigmatistes londti sp. n.

Male (Figs 23—26): upper frons mainly brown but extensively almost black between and around the three ocelli, and paler, more orange to yellow, postero-laterally. Only the hairs on vertex are more bristle-like (Fig. 23). Lower frons and appendages as Fig. 23. The dorsal, pre-apical, arista is so finely haired that it appears naked at less than x100 magnification.

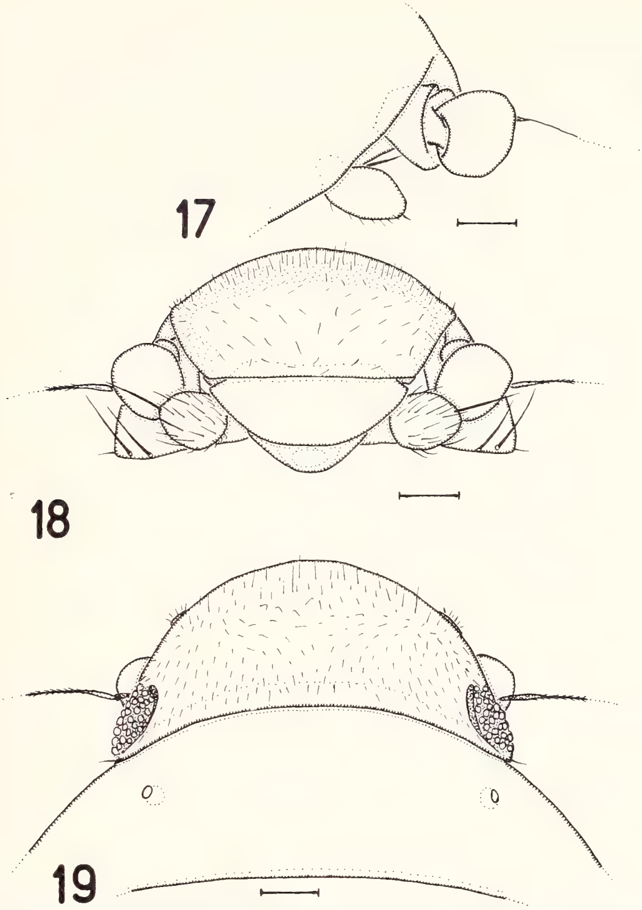


Figs 15—16: *Aenigmatistes herero* female frons (facing left). 15, from above; 16, from below. (Scale bars = 0.1 mm).

Thorax mainly brown but scutum almost black anteriorly and laterally; and with a more orange region towards rear on top. Scutellum with 10 robust bristles. Mesopleuron with hairs.

Abdominal tergites brown, being darker laterally and especially on portions extending around flanks onto ventral face. All tergites with a general clothing of medium-sized hairs. Dorsally the integument between the tergites is densely shagreened. Venter pale dusky yellow. Hypopygium brown, with a pale dirty yellow anal tube, and as Figs 25—26.

Legs brown. Hind tibia with 6—8 short antero-dorsal spines and two longitudinal hair palisades, one dorsal and one weaker postero-dorsal (Fig. 24). Hairs below basal half of the somewhat slender hind femur not differentiated. Mid tibia likewise with two hair palisades, one dorsal and one postero-dorsal. The row of hairs between these palisades are more spine-like, especially in last quarter; otherwise without differentiated pre-apical spine-like hairs. Front tibia without a longitudinal hair



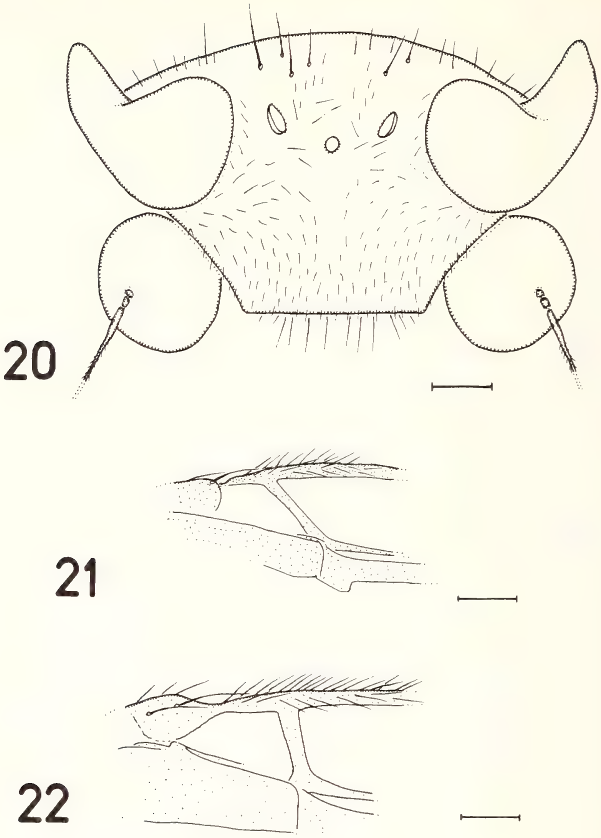
Figs 17—19: *Aenigmatistes* females. 17, *A. herero* right antenna and palp from below; 18—19, *A. latifrons* head. 18, from below; 19, from above. (Scale bars = 0.1 mm).

palisade or spines. Front tarsus with a postero-dorsal palisade and a small posterior apical spine on segments 1—4.

Wings 3.13 mm long. Costal index 0.55. Costal ratios 1.68 : 1. Costal cilia 0.07 mm long. Axillary ridge with three bristles. Basal third of vein 3 with 6—10 hairs in an irregular row. Vein Sc obscure, but evident basally. Thick veins yellow basally but yellowish brown distally. Thin veins pale grey. Membrane scarcely tinged grey. Haltere with knob partly brown and partly pale, and stem pale.

Holotype ♂, MALAWI: Mulanje Mnt., Likabula River Valley, 1000 m altitude, in *Brachystega* woodland, 28—30. XI. 1980 (J. G. H. Londt & B. R. Stuckenberg) (Natal Museum).

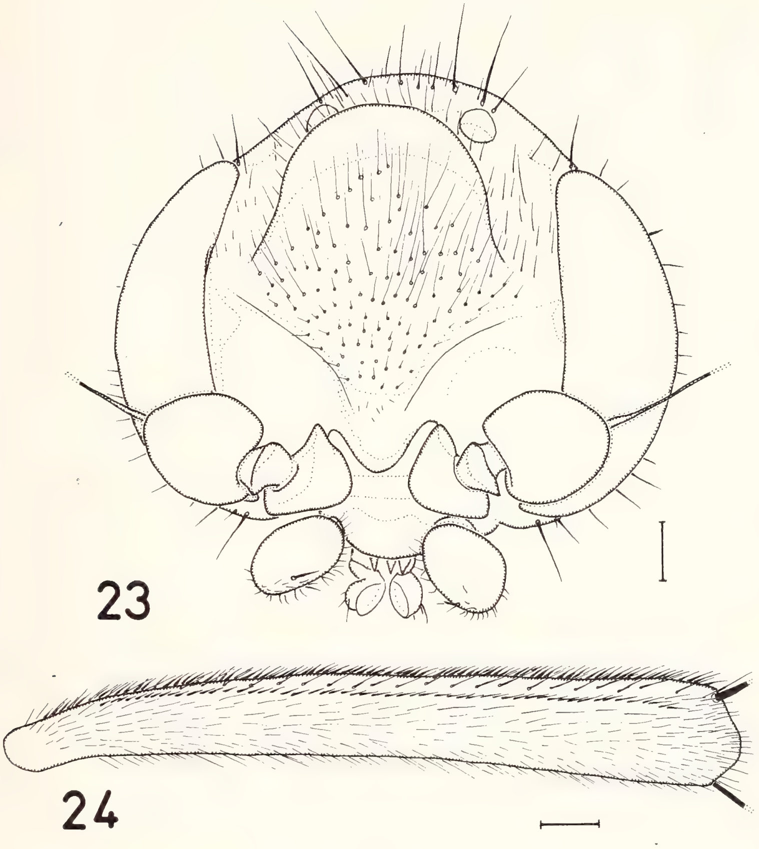
Etymology: The species is named after one of the collectors, Dr J. G. H. Londt.



Figs 20—22: *Aenigmatistes* males. 20, *A. latifrons* upper frons; 21, *A. latifrons* vein h (humeral cross vein); 22, *A. africanus* vein h. (Scale bars = 0.1 mm).

A new interpretation of the frons

Ever since Shelford (1908) described the genus *Aenigmatistes*, the peculiar frons has been regarded as its principal diagnostic feature. He described it thus "the morphologically anterior part lies in a plane almost at right angles to the plane of the posterior part and the middle region of the frons is produced and sharply ridged, making the angulation more pronounced". All species described to date possess this angulated frons. All except *A. priscus* have the transition from the upper face to the anterior face marked by a sharp, heavily-sclerotised, transverse ridge, which forms a dorsally-convex arch (Figs 1—5, 15—16, 18—21, 23). Above this arch the frons is well sclerotised. Below the arch the anterior face is essentially unsclerotised until the mid-ventral region, just above the antennae, and the ventro-lateral zones of increasing sclerotisation as it merges with the walls of the cavities embracing the antennae. This membranous region, covered with fine hairs, remains deformable.



Figs 23—24: *Aenigmatistes londti* male. 23, head from front; 24, posterior face of hind tibia. (Scale bars = 0.1 mm).

The other Phoridae with a frons somewhat resembling *Aenigmatistes* belong to the highly aberrant genus *Misotermes* Schmitz. However, in this case the form seems to result primarily from an extreme shortening of the frons (Schmitz 1938, Borgmeier 1967).

Many Phoridae possess a median furrow running from just in front of the anterior ocellus to just above the base of the antennae. It is now thought to be a plesiomorphic feature, homologous with the anterior part of the epicranial suture still present in some Nematocera (Disney 1981). When it is reduced and then lost it disappears from the posterior end forwards, and in many species it is only represented by the anterior (lower) part just above the bases of the antennae. Frequently this anterior part is isolated from the upper part by an incipient transverse ridge, indicated by a sudden change of slope. Furthermore it has been suggested that in the Schizophora this ridge becomes sharply demarcated to form the posterior margin of the ptilinal suture. The opened-out remnant of the median furrow behind (above) this post-ptilinal ridge becomes the frontal vitta, and the remaining, invaginated, part of the furrow below the ridge is transversely widened to form the ptilinum (Disney 1988).

In the context of the above hypothesis the anomalous frons of *Aenigmatistes* not only finds a simple interpretation, but would appear to represent an independent evolution of a ptilinum with respect to the Schizophora. This hypothesis is considered below.

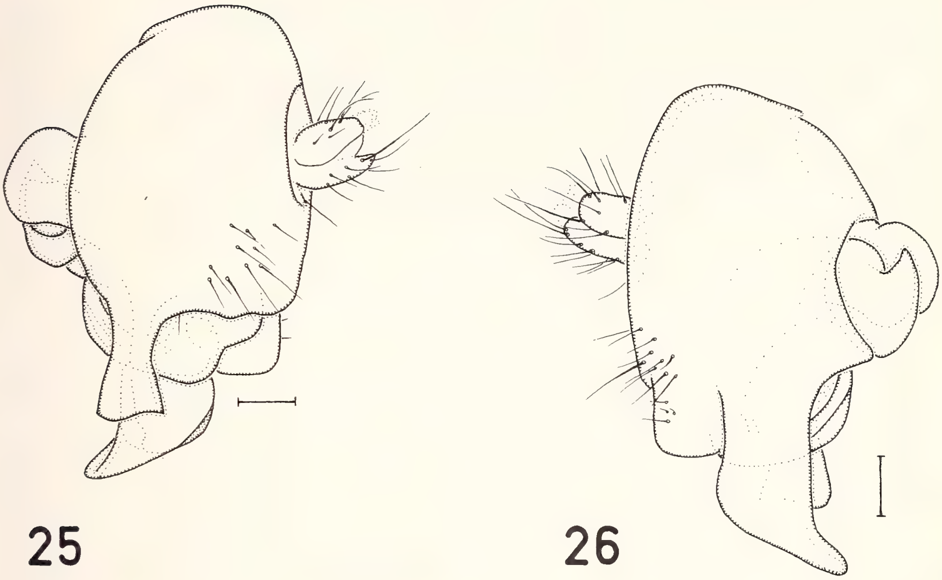
I suggest that the evolution of the *Aenigmatistes* frons started with the loss of the median furrow from the anterior ocellus forwards. However this process was halted by the formation of an incipient transverse ridge, below which the median furrow remained intact. The transverse ridge became more marked as the frons opened out sideways. The opened-out median furrow on the anterior face, below the increasingly arched and angulated ridge, became a ptilinum. The transverse arch became more heavily sclerotised as it became the posterior margin of the ptilinum. This interpretation is illustrated in Figs 1—2.

It is suggested that the evolution of a ptilinum in *Aenigmatistes* is an example of parallel evolution with respect to the Schizophora. In the latter, however, the ptilinum is greatly expanded. At the time of eclosion from the puparium it extensively bulges forwards (inflated by haemolymph), to be subsequently invaginated below the post-ptilinal ridge (or arch) (the posterior boundary of the ptilinal suture). By contrast the ptilinum of *Aenigmatistes* remains exposed after eclosion; and the arch is more prominent (Figs 1—2), except in *A. priscus*. Associated with these changes the anterior frontal bristles are lost, apart from weak antero-laterals in some species. Whether *A. priscus* represents a plesiomorphic stage in the development of the post-ptilinal arch is not known. Beyer's (1959) description does not allow detailed morphological analysis. However, it is one of the species with double hair palisades on both the middle and hind legs. This feature is thought to be plesiomorphic (Disney 1988, 1990).

Hinton (1946) discussed the presence of a simple ptilinum in some Syrphidae. In these cases following eclosion the ptilinum is neither retracted (as in Schizophora) nor left exposed (as is suggested for *Aenigmatistes* above). On the contrary, it contracts and disappears when the adult fly dries out after emergence. The former position of the ptilinum is indicated by a slight, but persistent, groove.

Hinton (1946) also discussed the function of the ptilinum at the time of adult eclosion from the puparium. The essential point is that the thorax and abdomen of the fly are too broad to pass through the narrow exit hole in the puparium. This problem is overcome by contracting the diameter of the body, a bit at a time, by alternately passing haemolymph forward into the ptilinum and back again. The pre-adult stages of *Aenigmatistes* are still unknown. One is only able to speculate that the function of the ptilinum in this genus is as in other Diptera possessing this feature.

Anyone who has reared Cyclorrhapha knows that a point of high mortality is when the fly is partly emerged from the puparium. The intensity of the selection pressure favouring successful escape from the puparium would seem sufficient to account for the independent evolution of a ptilinum in *Aenigmatistes*, some Syrphidae and the Schizophora; given the presence of a suitable precursor. The hypothesis that the lower (anterior) end of the median furrow (epicranial suture)



Figs 25—26: *Aenigmatistes londti* male hypopygium. 25, left face; 26, right face. (Scale bars = 0.1 mm).

represents precisely the necessary precursor required follows from the evidence that a median furrow is part of the ground plan of the Phoridae, and of the Aschiza in general.

Whether other "Aschiza" have evolved a ptilinum independently is not known. It is also possible that the ptilinum evolved independently in the Acalyptratae and the Calyptratae. The principal character postulated as the synapomorphy allowing characterisation of the Schizophora is the ptilinum (e. g. McAlpine 1989). If this hypothesis were to prove unsound then a rather different picture of Cyclorrhaphan phylogeny would be likely to emerge from a fresh evaluation of the available data. Our present schemes tend to minimize the possibilities of the parallel evolution of critical features. While parsimony is a sensible methodological strategy for generating hypotheses, it must not be forgotten that these hypotheses still require testing. Parallel evolution has clearly been much commoner than has often been supposed. Indeed the occurrence of a ptilinum in both *Aenigmatistes* and in Schizophora would appear to represent a striking example. This in turn suggests that a puparium confers a considerable advantage. It is more than probable, therefore, that the puparium has evolved, independently, several times. A field inviting research is the relation between the degree of develoment of the ptilinum and the form and relative size of the exit hole from the puparium.

Zusammenfassung

Ein revidierter Bestimmungsschlüssel der Buckelfliegen der Gattung *Aenigmatistes* Shelford, 1908 (Diptera: Phoridae) wird vorgelegt. Die bisher unbekannten Männchen von *A. africanus* Shelford und *A. latifrons* Schmitz, das unbekannte Weibchen von *A. herero* (Enderlein), sowie *A. londti* sp. n. (1 Männchen aus Malawi) werden beschrieben. Die Vorderkante des merkwürdigen Stirnbuckels von *Aenigmatistes* wird als dauerhafte Kopfblase (Ptilinum) interpretiert, welches sich unabhängig von der Kopfblase der Schizophora (bei denen sie nach dem Abschluß des Schlupfvorganges eingestülpt wird) oder der einiger Syrphidae (bei denen sie nach dem Schlupfvorgang durch Kontraktion abgestoßen wird) entwickelt hat.

References

Beyer, E. (1959): Neue Phoridengattungen und -Arten aus Angola (Phoridae, Diptera). — Publcoes cult. Co. Diam. Angola, Lisboa 45: 53—76.

Borgmeier, T. (1967): Studies on Indo-Australian phorid flies, based mainly on material of the Museum of Comparative Zoology and the United States National Museum. Part II (Diptera, Phoridae). — Studia Ent. 10: 81—276.

Brues, C. T. (1915): A synonymic catalogue of the Dipterous family Phoridae. — Bull. Wisc. nat. Hist. Soc. 12: 85—152.

Disney, R. H. L. (1981): A new, and first Afrotropical, species of *Auxanommatidia* (Diptera: Phoridae). — Z. angew. Zool. 67: 323—330 (1980).

Disney, R. H. L. (1988): An interesting new species of *Megaselia* from Sulawesi, the ground plan of the Phoridae (Diptera) and phylogenetic implications for the Cyclorrhapha. — Syst. Ent. 13: 433—441.

Disney, R. H. L. (1990): A striking new species of *Megaselia* (Diptera, Phoridae) from Sulawesi, with re-evaluation of related genera. — Entomol. Fennica 1: 25—31.

Enderlein, G. (1912): Neue Gattungen und Arten außereuropäischer Phoriden. — Stettin. ent. Ztg. 73: 46—52.

Hinton, H. E. (1946): A new classification of insect pupae. — Proc. Zool. Soc. Lond. 116: 282—328.

McAlpine, J. F. (1989): Phylogeny and classification of the Muscomorpha. — In: McAlpine, J. F. & Wood, D. M. (Editors) (1989) Manual of Nearctic Diptera Volume 3. Agriculture Canada Research Branch, Canada. 116: 1397—1518.

Schmitz, H. (1924): Drei neue Plathyphorinen (Phoridae, Diptera) und eine neue Wirtstermite. — Zool. Anz. 59: 291—304.

Schmitz, H. (1929): Revision der Phoriden. — Ferd. Dümmler, Berlin und Bonn, 212 pp.

Schmitz, H. (1933): Zwei neue exotische Phoriden (Diptera). — Natuurh. Maandbl. 22: 34—36, 43—44.

Schmitz, H. (1938): *Misotermes exenterans* n. g. n. sp., eine parasitische Fliege aus der Familie der Phoriden. — Treubia 16: 369—397.

Schmitz, H. (1941): Zwei neue *Aenigmatistes* aus Abessinien, nebst einem Verzeichnis aller bisher beschriebenen Aenigmatiinae. — Natuurh. Maandbl. 30: 104—108.

Schmitz, H. (1955): Sechs neue termophile Phoriden aus Angola und S. W. Afrika (Phoridae, Diptera). — Publcoes cult. Co. Diam. Angola, Lisboa 24: 33—60.

Shelford, R. (1908): *Aenigmatistes africanus*, a new genus and species of Diptera. — J. Linn. Soc. Lond. 30: 150—155.

Dr R. H. L. Disney, Field Studies Council Research Fellow, University Department of Zoology, Downing Street, Cambridge, England.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 369—387	Bonn, November 1991

Collembola Poduromorpha of South Africa

Wanda M. Weiner & Judith Najt

Abstract. One new genus and 8 new species of Poduromorpha (Collembola) from a South African subtropical indigenous forest are described.

Key words. Collembola, Poduromorpha, new species, new genus, South Africa, indigenous forest.

Introduction

Up till now only 9 papers concerning springtails from South Africa were published: Womersley (1934), Goto (1953), Yosii (1957), Paclt (1959, 1964, 1965, 1967), Coates (1968a, 1968b, 1969), Snider (1988). Although four of them include species of Poduromorpha, most of these species appear dubious. Following a bibliographical analysis, we have accepted only 12 valid species of Poduromorpha for South Africa. These are: *Hypogastrura viatica* (Tullberg, 1872), *Choreutinula lobata* Yosii, 1959, *Xenylla maritima* Tullberg, 1896, *Brachystomella africana* Yosii, 1959 (= *B. parvula africana* Yosii, 1959), *Setanodosa capitata* (Womersley, 1934), *Aethiopella flavoantennata* (Philiptschenko, 1926), *Oudemansia barnardi* (Womersley, 1934), *Anurida maritima* (Guérin, 1836), *Ectonura natalensis* (Womersley, 1934), *E. oribiensis* (Coates, 1968a), *Vitronura joanna* (Coates, 1968a), *Neanura muscorum* (Templeton, 1935).

In this paper we present a study of a small collection from an indigenous forest in Saasveld near George, sent by Dr. V. Nicolai (University of Marburg, Germany). We describe 8 new species and one new genus belonging to four families of Poduromorpha.

The type material studied in this paper is deposited in the Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Cracow (ISEA) and in the Laboratoire d'Entomologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN).

Systematic Account

Hypogastruridae

Xenylla capensis sp. n. (Figs 1—5)

Holotype: female; paratypes: 2 males, 3 females and 6 juv., some specimens in alcohol (ISEA); paratypes: 2 females, 1 male and 2 juv. (MNHN).
Type locality: South Africa, Saasveld, near George, subtropical indigenous forest, pitfall traps, 17-XII-1986—17-I-1987, leg. V. Nicolai.
Description: Holotype length 1.17 mm, length of paratypes between 0.8 mm (males) and 1.15 mm (females). Colour in alcohol: spotted blue, ocular plate black. Tegumental grain fine.

Antennal segment I with 7 setae, II with 12 setae. Sensory organ of antennal segment III consisting of 2 small globular sensillae covered by tegumentary fold, 2 guard sensillae and one ventro-lateral microsensilla. Antennal segment IV with simple apical vesicle, subapical "organite" small, but distinct, dorso-external side with 2 subcylindrical, thick sensillae, one thin sensilla, one microsensilla and 2 dorso-internal very slender (Fig. 2).

Ocelli 5 + 5. Buccal cone, maxillae and mandibles typical for the genus; 2 sublobal setae present.

Tibiotarsi I, II, III with 19, 19, 18 setae, two of which are capitated tenent hairs. Claw with distinct distal inner tooth (Fig. 3).

Ventral tube with 4+4 setae. Tenaculum with 3+3 teeth. Mucro and dens separated; dens with 2 setae; mucro with slender lamella near the top; dens 3.2 of the same length as mucro (Fig. 4).

Dorsal chaetotaxy as Fig. 1 (nomenclature after Gama, 1988), with serrated setae, long setae s and th. II with s'. Head setae: a0 present, p1 absent, p2, p3 present, d1 present, L3 shorter than L1. Thorax setae: a2 of th. III behind a1, p2 farther forwards than p1, la1 of th. II—III absent, la2, la3 of th. II—III present, m3 of th. II—III present, p3 of th. II—III present. Abdomen setae: m3, p3 of abd. IV present, a2 of abd. V absent.

Ventral chaetotaxy. Head setae: m3, p1 present. Thorax setae: pair of setae of th. II—III absent. Abdomen setae: abd. II — a6, p1, p6 present, p2, absent, abd. III — a6, p5 present, abd. IV — m1, m3 present, m2 absent.

Abdomen IV with a pair of dorso-lateral tegumental structure (Fig. 5).

Abdomen VI with two small anal spines.

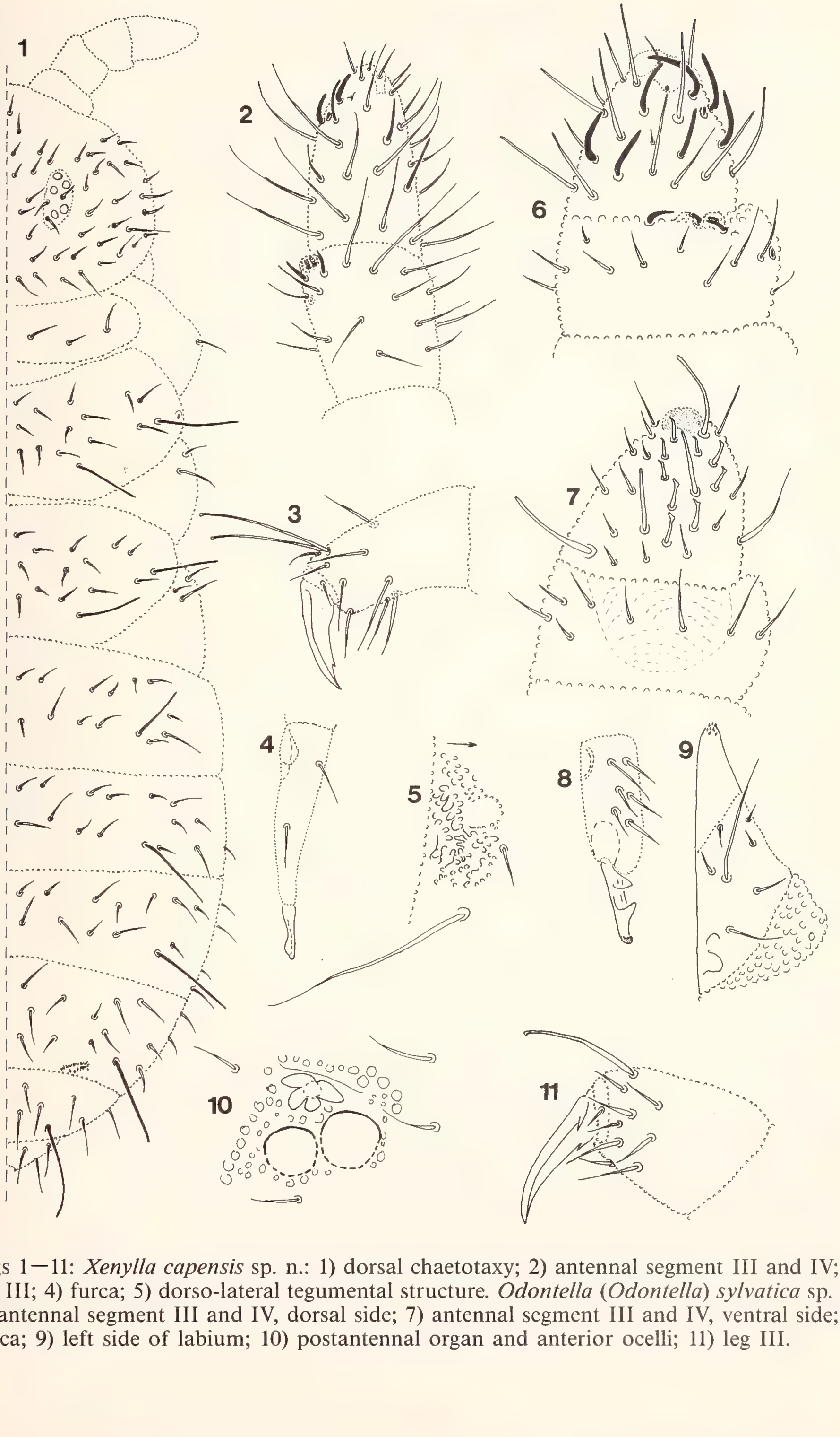
Discussion: Morphologically this species is close to *X. gisini* Cardoso, 1968 from Mozambique, *X. zairensis* Martynova, 1979 from Zaïre and *X. stachi* Gama, 1966 from Angola. All these species have the same type of dens, as well as the same number of tenent hairs on legs and of antennal segment IV sensillae. Following the phylogenetic reasoning of Gama (1988) all these species have the same chaetotaxic characters: b (seta p1 on head absent), h1 (seta a2 on thorac III behind a1), h2 (seta p2 on thorax III farther forward than p1), i (seta la1 on thorax II and III absent), q (seta a2 on abdomen II absent) and t (pair of setae on sternites thoracic II and III absent). *X. capensis* sp. n. differs from the other species by the presence of characters g (seta l3 longer than seta l1) and a5 (seta m2 on abdominal sternite IV absent). On the other hand, in the ventral chaetotaxy of abdominal segment II seta p1 is present, but p2 is absent (character v of Gama: setae p1 and p2 absent) and for this reason, it is impossible to take into consideration character v of Gama. In the presence of tegumentary fold in the sensory organ of ant. III and in the tegumentary structure of abdominal segment IV, the new species is close to the species of *Xenylla* belonging to the group *thibaudi* Massoud, 1965.

Odontellidae

Odontella* (*Odontella*) *sylvatica sp. n. (Figs 6—12)

Holotype: female; paratypes: 7 and some specimens in alcohol (ISEA); paratypes: 4 (MNHN).

Type locality: South Africa, Saasveld, near George, subtropical indigenous forest, pitfall traps, 17-XII-1986—17-I-1987, leg. V. Nicolai.



Figs 1—11: *Xenylla capensis* sp. n.: 1) dorsal chaetotaxy; 2) antennal segment III and IV; 3) leg III; 4) furca; 5) dorso-lateral tegumental structure. *Odontella* (*Odontella*) *sylvatica* sp. n.: 6) antennal segment III and IV, dorsal side; 7) antennal segment III and IV, ventral side; 8) furca; 9) left side of labium; 10) postantennal organ and anterior ocelli; 11) leg III.

Description: Holotype length 1.06 mm, length of paratypes between 0.48 mm and 0.73 mm. Colour in alcohol: light blue, ocular plate dark blue. Tegumental grain round, regular on the whole body.

Antennal segment I with 7 setae, II with 10 setae. Sensory organ of antennal segment III consisting of 2 small tubular sensillae bent in the same direction, covered by two separate papillae, of 2 guard sensillae and one ventral microsensilla. Eversible ventral sac between ant. III and IV present. Antennal segment IV without apical vesicle, but with apical protuberance finely granulated, subapical "organite" distinct, with one dorso-external microsensilla and 7 subcylindrical, long sensillae (Fig. 6). Ventral side of antennal segment IV with sensory rasp with 9 modified setae and 4 subcylindrical blunt setae (Fig. 7).

Ocelli 5+5. Postantennal organ amiboid with four lobes (Fig. 10). Buccal cone elongated. Labium with very small apical spines (Fig. 9). Only right mandible present. Fulcro: ratio of postero-internal and postero-external extensions is like 1.65 : 1.

Tibiotarsi I, II, III with 17, 17, 16 setae, one of which is weak tenent hair. Claw with one inner tooth and one pair of lateral teeth (Fig. 11).

Ventral tube with 4+4 setae. Tenaculum with 3+3 teeth. Dens with 6 setae, mucro with two lobes (Fig. 8). Mucro : dens ratio = 1 : 1.9.

Dorsal chaetotaxy as in Fig. 12. Thorax II and III without seta m1, with microsensilla s'.

Abdomen VI without anal spines.

Discussion: *Odontella* (*Odontella*) *sylvatica* sp. n. belongs to the species group of *O.* (*O.*) *loricata* Schaeffer, 1897 by the presence of sensory rasp, the absence of dens apical lobes and anal spines. Among these species, *O.* (*O.*) *sylvatica* sp. n. is close to *O.* (*O.*) *contrerasi* Izarra, 1972, with the same shape of claws and the number of dens setae. The new species differs from *O.* (*O.*) *contrerasi* in the number of sensillae on antennal segment IV (7 against 5), the shape of postantennal organ (quadrangular instead of triangular), the presence of leg tenent hair and the dorsal chaetotaxy consisting of short, denticulate setae in *O.* (*O.*) *contrerasi*. On the abdominal segment VI, both species have some slightly elongated denticulate setae, but in *O.* (*O.*) *contrerasi* they are also clavated setae.

Neanuridae: Brachystomellinae

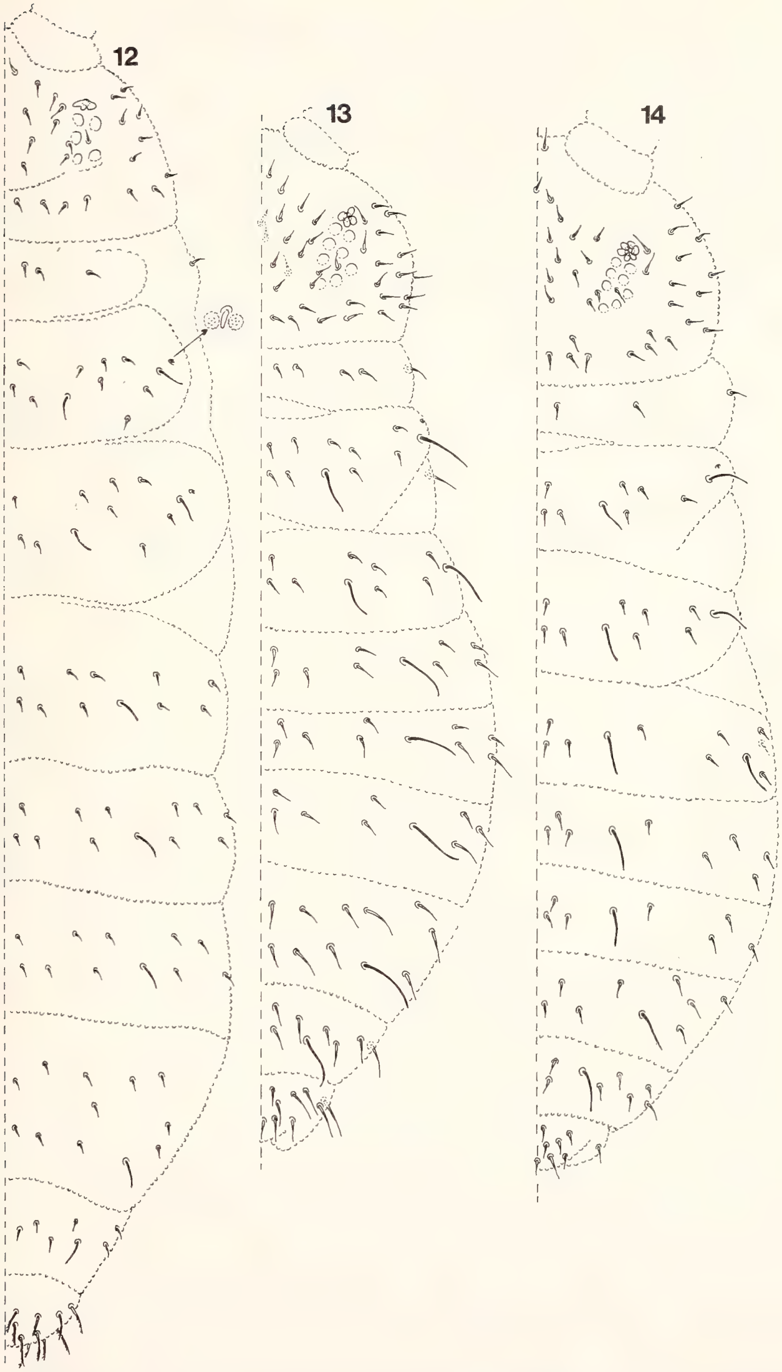
Brachystomella coatesi sp. n. (Figs 13, 15—21)

Holotype: female; paratypes: 1 male juv., 10 females, 6 juv. and some specimens in alcohol (ISEA); paratypes: 7 females, 4 juv. (MNHN).

Type locality: South Africa, Saasveld, near George, subtropical indigenous forest, pitfall traps, 17-XII-1986—17-I-1987, leg. V. Nicolai.

Description: Holotype length 0.5 mm, length of paratypes between 0.5 mm and 0.6 mm. Colour in alcohol: violet-blue, dark ocular plate. Tegumental grain fine.

Antennal segment I with 7 setae, II with 12 setae. Sensory organ of antennal segment III with 2 small tubular sensillae bent in the same direction, 2 guard sensillae and one ventro-lateral microsensilla. Antennal segment IV with simple apical vesicle, subapical "organite", 5 subcylindrical distinct sensillae, one dorso-external microsensilla, ventral side without sensory rasp (Figs 15—16).



Figs 12—14: dorsal chaetotaxy: 12) *Odontella* (*Odontella*) *sylvatica* sp. n.: 13) *Brachystomella coatesi* sp. n.: 14) *Brachystomella georgensis* sp. n.

Ocelli 8+8. Postantennal organ with 4 vesicles, with blue pigmentation, 1.6—1.9 times larger than ocellus B (Fig. 19). Buccal cone typical for the genus: labium and labrum as in Fig. 17. Maxillary head with 9 teeth (Fig. 20).

Tibiotarsi I, II, III with 18, 18, 17 setae, with acuminated tenent hair. Claw with distinct inner tooth, without lateral ones (Fig. 18). Claw : tibiotarsus ratio = 1 : 0.97.

Ventral tube with 3+3 setae. Tenaculum with 3+3 teeth. Dens with 6 setae; mucro elongated with inner lamella large on the basis (Fig. 21). Mucro : dens ratio = 1 : 1.66.

Dorsal chaetotaxy as in Fig. 13, with long sensory setae 3.1 times longer than ordinary setae. Sensory chaetotaxy is 022/11111 per half tergite. Thorax I with 4+4 setae. Thorax II with 4+4 central setae (a1, a2, p1, p2 per half tergite), thorax III with 3+3 central setae (a1, p1, p2 per half tergite).

Discussion: This new species differs from all other species of the genus *Brachystomella* by the combination of the following characters: presence of only 5 distinct sensillae and absence of sensory rasp on ant. IV, presence of 6 setae on the dens, length of the claw and particular chaetotaxy.

Derivatio nominis: The new species is dedicated to T. J. Coates in acknowledgement of his contribution to the knowledge of South African springtails.

Brachystomella georgensis sp. n. (Figs 14, 22—26)

Holotype: female; paratypes 2 females, 2 juv. (ISEA); paratypes: 1 female, 2 juv. (MNHN).

Type locality: South Africa, Saasveld, near George, subtropical indigenous forest, pitfall traps, 17-XII-1986—17-I-1987, leg. V. Nicolai.

Description: Holotype length 0.63 mm; the same length of paratypes. Colour in alcohol: dark violet-bluish, ocular plate dark. Tegumental grain middle-sized.

Antennal segment I with 7 setae, II with 12 setae. Sensory organ of antennal segment III consisting of 2 small sensillae bent in the same direction, 2 guard sensillae of which the ventral one is longer than the dorsal one and of ventro-lateral microsensilla. Antennal segment IV with simple apical vesicle, distinct subapical "organite", 6 subcylindrical sensillae and one dorso-external microsensilla (Fig. 22). Ventral side of ant. IV of some blunt setae but no sensory rasp (Fig. 23).

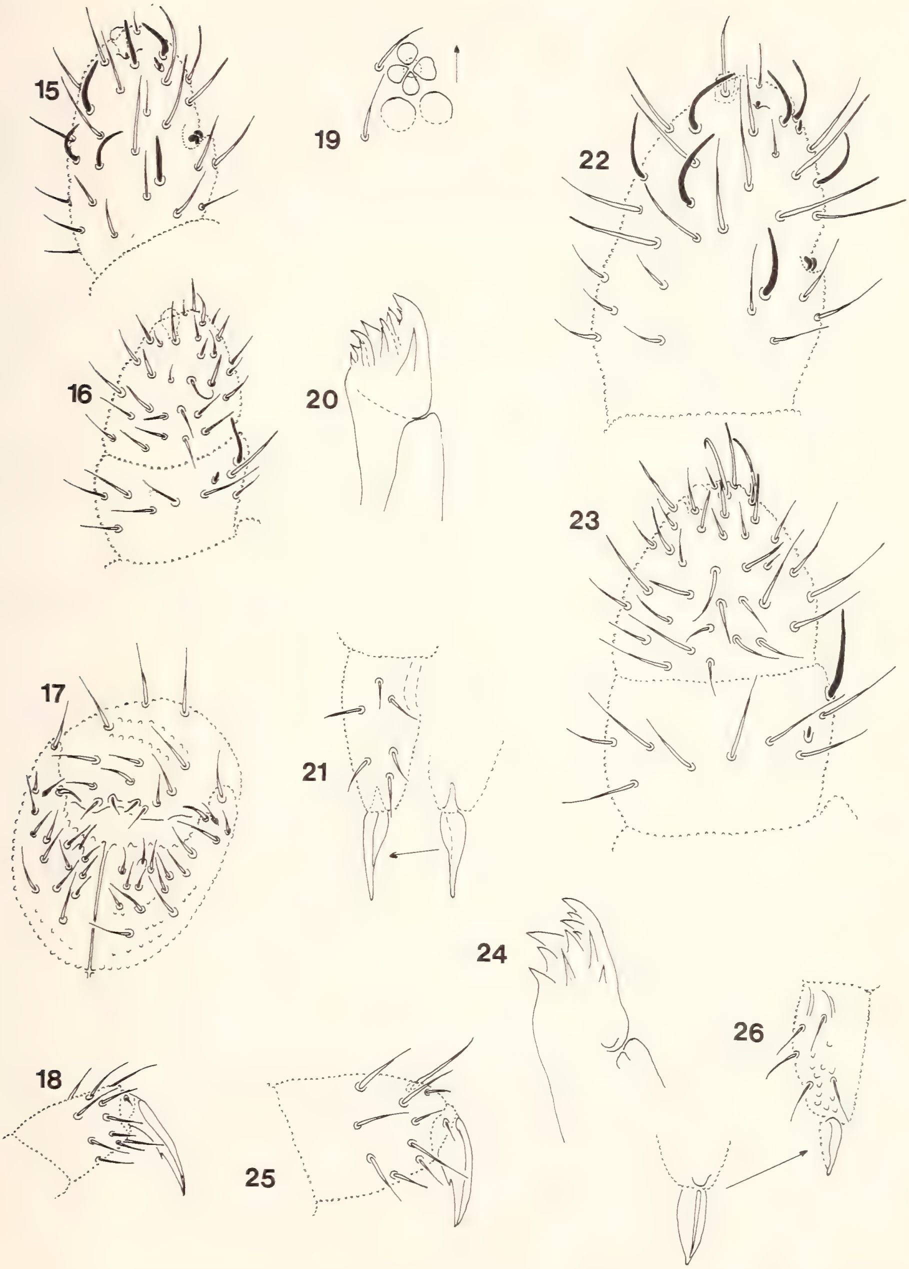
Ocelli 8+8. Postantennal organ with 6 or 7 vesicles arranged in a circle, with blue pigment. PAO : ocellus B ratio = 1.8 : 1. Buccal cone typical for the genus. Maxillary head with 9—10 teeth disposed in three rows (Fig. 24).

Tibiotarsi I, II, III with 18, 18, 17 setae, with acuminated tenent hair. Claw with inner tooth, without lateral teeth (Fig. 25). Claw : tibiotarsus ratio = 1 : 1.8.

Ventral tube with 3+3 setae. Tenaculum with 3+3 teeth, dens with 5 setae, mucro of *parvula*-type (Fig. 26) two times shorter than dens.

Dorsal chaetotaxy as in Fig. 14 with short ordinary setae and long sensory setae. Sensory chaetotaxy is 022/21111 per half tergite. Thorax I with 2+2 setae. Thorax II to abdomen IV with 3+3 central setae (a1, p1, p2 per half tergite).

Discussion: The new species is very close to *Brachystomella africana* Yosii, 1959, very briefly described from the Cape Province. The two species differ by shape of maxillary head and claw (without an inner tooth in *B. africana*). *Brachystomella*



Figs 15—26: *Brachystomella coatesi* sp. n.: 15) antennal segment III and IV, dorsal side; 16) antennal segment III and IV, ventral side; 17) labrum and labium; 18) leg III; 19) postantennal organ and ocelli A, B; 20) maxilla, 21) furca. *Brachystomella georgensis* sp. n.: 22) antennal segment III and IV, dorsal side; 23) antennal segment III and IV, ventral side; 24) maxilla; 25) leg III; 26) furca.

georgensis sp. n. is also very close to *B. platensis* Najt & Massoud, 1974 from Argentina and Australia. Both species share the following characters: presence of 5 sensillae and absence of sensory rasp on ant. IV, type of furca and body chaetotaxy. They differ by the shape of apical vesicle of ant. IV (simple in *B. georgensis* and bi- or trilobated in *B. platensis*), the number of vesicles of postantennal organ (6—7 in *B. georgensis* and 5 in *B. platensis*), the number of teeth of maxillary head (9—10 teeth in *B. georgensis* and 7 teeth in *B. platensis*) and chaetotaxy of legs (3 tenent hairs and spine-like setae on the tibiotarsus and femur in *B. platensis*).

Probrachystomellides gen. n.

Diagnosis: Typical habitus for *Brachystomellides* Arlé, 1959. Antennae shorter than head length. Sensory organ of antennal segment III without tegumentary fold. Antennal segment III and IV fused dorsally. Antennal segment IV with apical vesicle, subapical "organite", dorso-external microsensilla, subcylindrical sensillae and sensory rasp well developed. Ocelli 8+8. Postantennal organ present. Buccal cone short. Labrum with 2/234 setae, among which 4 marginal setae are long and fine. Labium with stick-like papillary seta L. Mandibles without molar plate. Simple globular maxillary head. Cardo present. Ventral tube with 3+3 setae. Tenaculum present. Furca well developed. Reduced dorsal chaetotaxy of *Brachystomella*-type. Microsensilla s' present only on thorax II. Abdomen VI dorsally visible, without anal spines.

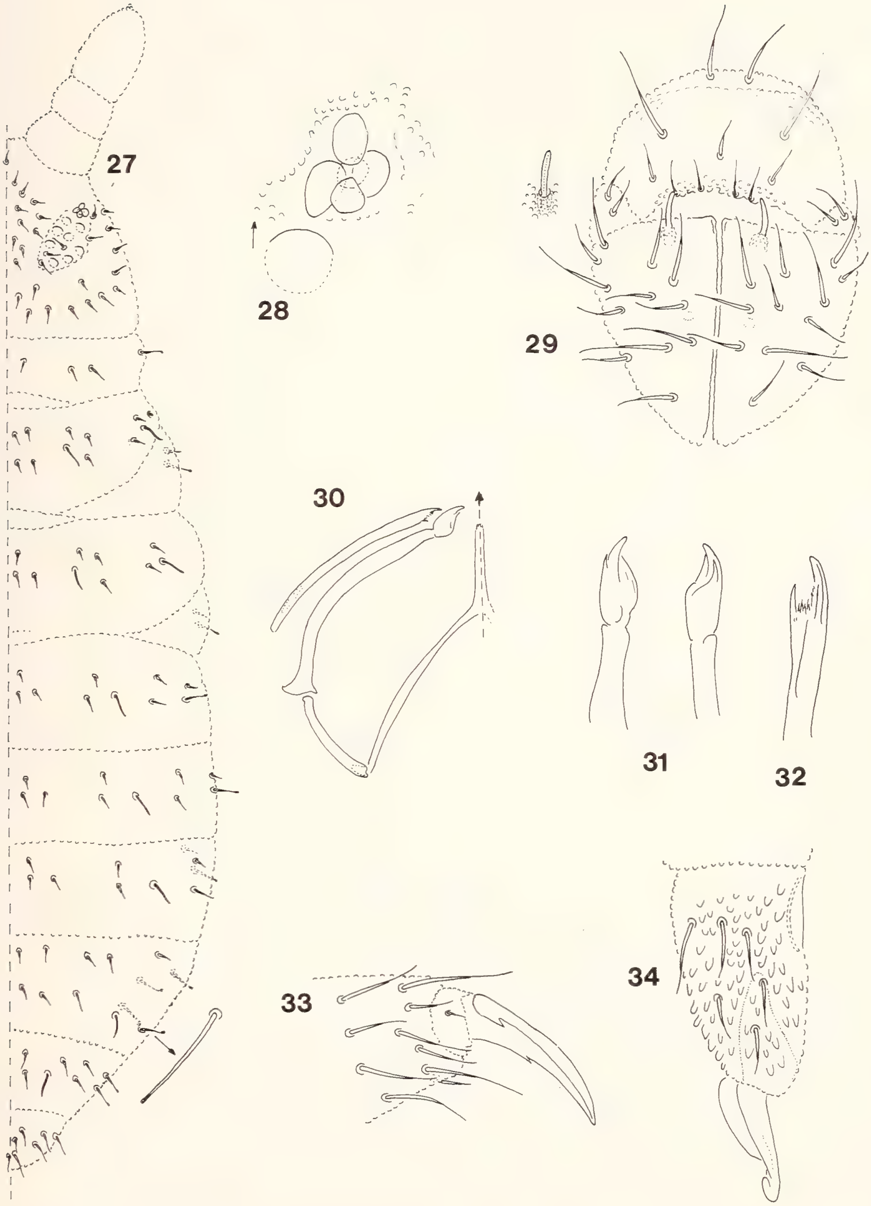
Type species: *Probrachystomellides nicolaii* sp. n.

Discussion: The presence of mandibles separates the new genus from all other genera of the subfamily Brachystomellinae. *Probrachystomellides* gen. n. is close to *Brachystomellides* Arlé, 1959 known from Brazil, Venezuela, French Guyana, Argentina and to *Massoudella* Ellis & Bellinger, 1973 (= *Australella* Stach, 1949 nec Annandale, 1910) from Australia. These three genera have a simple globular maxillary head (except one species: *B. micropilosa* Cassagnau & Rapoport, 1962 (with numerous teeth), sensory rasp (also present in *B. compositus* Arlé, 1959, 8+8 ocelli, seta L of labium (also present in *B. compositus*). At the same time, the new genus differs from *Brachystomellides* and *Massoudella* by the shape of mucro (which in both these have a very elongated apical part and a pocket in basal part), by the absence of spiniform setae on the dens (they are absent also in *B. compositus*). *Probrachystomellides* gen. n. differs from *Brachystomellides* also by the presence in this last genus of 4 strong and long marginal setae on the labrum (formula setae: 2/334), labium with very fine papillary setae L and spine-like setae: A, C or D and complicated mucro. The new genus differs from the genus *Massoudella* by the absence of labial special structure and by the presence of 4 vesicles in the postantennal organ (only one vesicle divided in 4 lobes in *Massoudella*).

Probrachystomellides nicolaii sp. n. (Figs 27—36)

Holotype: female; paratypes: 9 females, 5 males, 11 juv. and some specimens in alcohol (ISEA); paratypes: 11 females, 3 males, 8 juv. (MNHN).

Type locality: South Africa, Saasveld, near George, subtropical indigenous forest, pitfall traps, 17-XII-1986—17-I-1987, leg. V. Nicolai.



Figs 27—34: *Probrachystomellides nicolaii* gen. n., sp. n.: 27) dorsal chaetotaxy; 28) postantennal organ; 29) labrum and labium; 30) left half of mouth-part structure; 31) maxillae; 32) mandible; 33) leg III; 34) furca.

Description: Holotype length 1.3 mm, length of paratypes between 0.8 mm and 1.5 mm. Colour in alcohol grey-blue, larger ocular plate dark. Tegumental grain middle- or large-sized.

Antennal segment I with 7 setae, II with 12 setae. Sensory organ of antennal segment III consisting of 2 small hammer-shaped sensillae, 2 guard sensillae, from which the dorsal one is longer than the ventral one, and one ventro-lateral microsensilla (Fig. 35). Antennal segment IV with trilobated apical vesicle, subapical globular "organite", only 6 short subcylindrical sensillae, out of which 2 are in dorso-external position and 4 in dorso-internal position, and one dorso-external microsensilla, some of the normal setae blunt at top (Fig. 35). Ventral side of ant. IV with sensory rasp consisting of about 44 modified sensillar setae and some normal blunt setae (Fig. 36).

8+8 subequal ocelli. Postantennal organ with 4 large very fine granulated vesicles (Fig. 28). PAO : ocellus B ratio = 1.12—1.44 : 1.

Buccal cone short, labrum with 2/234 setae; labium with setae A—G, stick-like papillary seta L, blunt at top and 1+1 small hypodermal glandular "organite" at the basis of setae B; maxillary palp with 2 setae (Fig. 29). Postlabial setae 2+2. Maxillary head with one apical and one subapical tooth (Fig. 31), cardo present (Fig. 30). Mandibles with apical and basal teeth and denticulation between teeth (Fig. 32).

Tibiotarsi I, II, III with 18, 18, 17 setae, with one dorsal and one ventral acuminated tenent hair. Long claw with one inner tooth and a pair of large lateral teeth (Fig. 33).

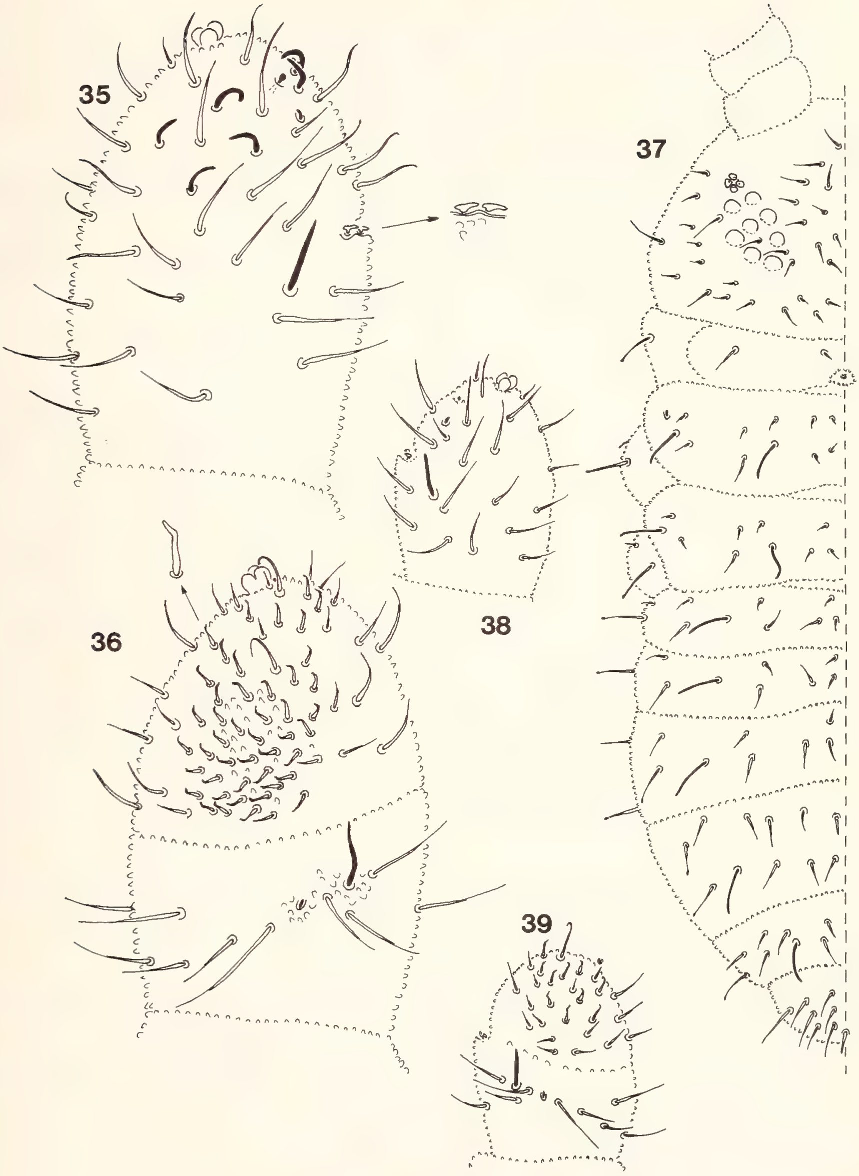
Ventral tube 4+4 setae. Tenaculum with 3+3 teeth. Dens with very strong dorsal granulation, with 6 fine setae. Mucro elongated, with curved apex. External lamella reaching 0.6 of mucro length (Fig. 34).

Dorsal chaetotaxy as Fig. 27. Sensory setae 2.3 times longer than ordinary setae on th. II — abd. IV and 1.4 times on abd. V. Sensory chaetotaxy is 022/11111 per half tergite.

Head chaetotaxy: a0, d1—d5, sd1—sd5, oc1—oc3, c1, c2, c5, p2—p5 present. Seta c1 behind seta c2.

Body chaetotaxy. Thorax I: m1, m3 and m4 present. Praecoxa I with one capitate seta. Thorax II—III with a1, a4, a5, a7, m7 = s, p1, p2, p4 = s, p5, p7. Thorax II with s'. Praecoxa II—III with one capitate seta and one short seta. Abdomen I—III with a1, a4, a6, p1, p2, p4, p5 = s, p6. Pleurite I—III with one capitate and one short seta. Abdomen IV with a1—a4, a6, m6, p1—p3, p5 = s, p6; m6 and p6 are capitated. Pleurite IV with 2 capitate setae. Abdomen V with a3, a4, a5, p1, p2 = s, p4, p5; a5 and p5 are capitated. Abdomen VI with 3 rows of setae and with p0; a2 capitated.
Derivatio nominis: The new species is dedicated to our colleague, Dr. Volker Nicolai.

Comments on the 1st stage of *Probrachystomellides nicolaii* sp. n. (Figs 37—39): Antennal segment IV dorsally with fewer ordinary setae than in adult specimens, with only a dorso-external microsensilla and subapical "organite". The trilobated apical vesicle the same as in adult specimens (Fig. 38). Ventral side of this segment has a little sensory rasp with 10 modified setae (Fig. 39). The sensory organ of antennal segment III the same as in adult specimens.



Figs 35—39: *Probrachystomellides nicolaii* gen. n., sp. n.: 35) antennal segment III and IV, dorsal side; 36) antennal segment III and IV, ventral side; 1st stage: 37) dorsal chaetotaxy; 38) antennal segment III and IV, dorsal side; 39) antennal segment III and IV, ventral side.

The dorsal chaetotaxy as in adult specimens, except for two characters: seta a0 on head and seta m3 on thorax I are absent (Fig. 37).

A dorsal organ is present on the posterior limit of the pronotum tergite. This organ is known in Poduromorpha: Brachystomellinae, Caputanurinae and Neanurinae.

Pseudachorutinae

Pseudachorutes univesicatus sp. n. (Figs 40—48)

Holotype: female; paratypes: 6 males, 2 females, 4 juv. (ISEA); paratypes: 4 males, 2 females, 5 juv. (MNHN).

Type locality: South Africa, Saasveld, near George, subtropical indigenous forest, pitfall traps, 17-XII-1986—17-I-1987, leg. V. Nicolai.

Description: Holotype length 1.3 mm, length of paratypes between 0.8—1.0 mm (males) and 0.9—1.1 mm (females). Colour in alcohol: dark violet in adults and purplish-blue in juvenile stages, ocular plate dark. Tegumental grain very strong.

Antennal segment I with 7 setae, II with 12 setae. Sensory organ of antennal segment III consisting of 2 small sensillae bent in the same direction, 2 guard sensillae and one ventro-lateral microsensilla. Antennal segment IV with trilobate apical vesicle, small subapical "organite", 3 dorso-internal thick subcylindrical sensillae, 2 dorso-external thin subcylindrical ones and one microsensilla (Fig. 40). Ventral side with about 9 modified microsetae (Fig. 41).

Ocelli 8+8. Postantennal organ with only one vesicle divided into 4 unequal branches (Fig. 46). Buccal cone elongated, labrum with 2/2422 setae, labium as Fig. 43, maxillae with two lamellae (Fig. 44), mandible with 4 teeth (Fig. 45).

Tibiotarsi I, II, III with 19, 19, 18 setae, with acuminated tenent hair. Elongated claw with inner basal tooth, without lateral teeth (Fig. 47). Claw III : tibiotarsus ratio = 1 : 1.1. Femur with long ventral seta.

Ventral tube with 4+4 setae. Tenaculum with 3+3 teeth. Dens dorsally with 6 setae and strong granulation, mucro as in Fig. 48. Ratio of claw III : mucro : dens = 1 : 0.8 : 1.2.

Dorsal chaetotaxy as in Fig. 42; sensory setae 1.2—1.3 times longer than ordinary setae. Remarks: head setae a0, sd1—sd5, d1—d5, c2, c5, p1—p3, p5 present, oc1 absent.

Discussion: The new species differs from all other species of *Pseudachorutes* by the combination of the following characters: postantennal organ composed of a single vesicle divided into 4 branches, absence seta oc1 on the head, labral chaetotaxy, shape and structure of labium, shape of mucro and elongated claw.

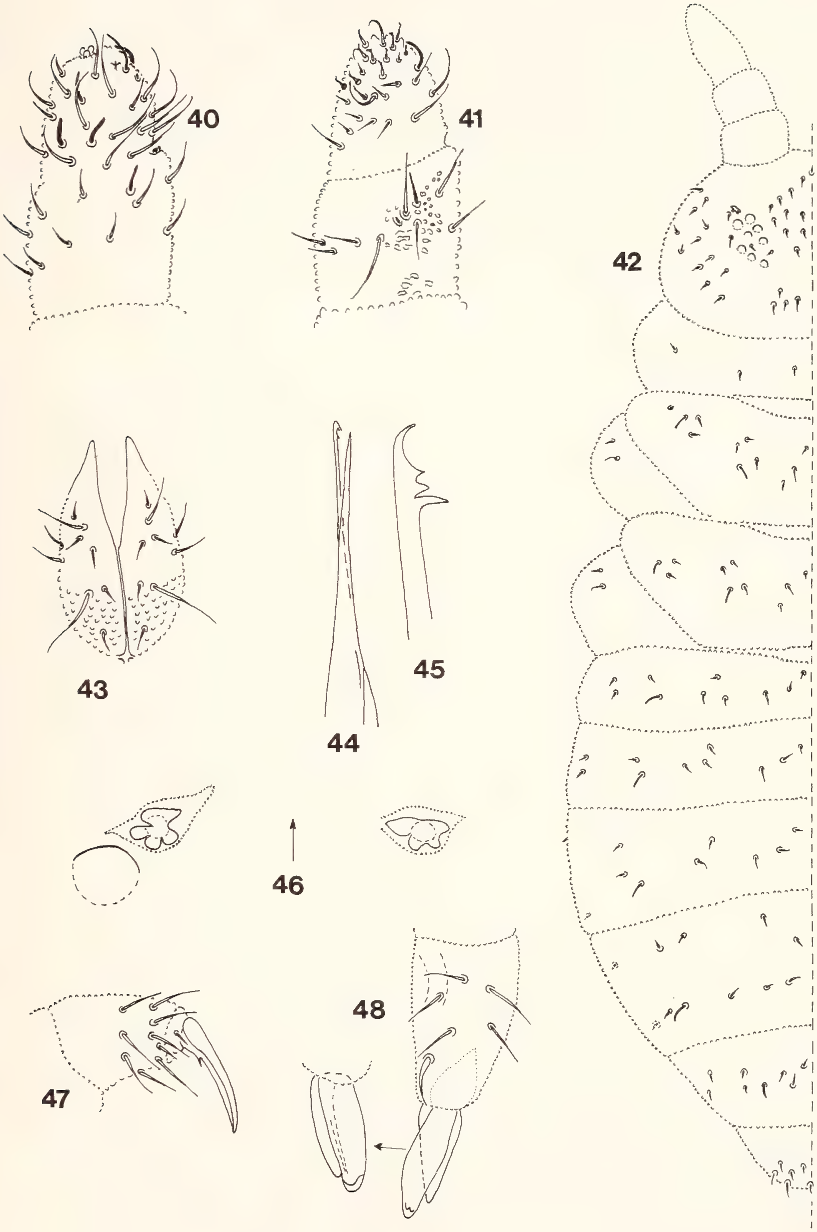
Pseudachorutella africana sp. n. (Figs 49—57)

Holotype: male (ISEA).

Type locality: South Africa, Saasveld, near George, subtropical indigenous forest, pitfall traps, 17-XII-1986—17-I-1987, leg. V. Nicolai.

Description: Holotype length 0.63 mm. Colour in alcohol: grey-bluish, ocular plate dark. Tegumental grain moderate to strong.

Antennal segment I with 7, II with 11 setae. Sensory organ of antennal segment III consisting of 2 small globular sensillae, 2 guard sensillae: dorsal very short,



Figs 40—48: *Pseudachorutes univesicatus* sp. n.: 40) antennal segment III and IV, dorsal side; 41) antennal segment III and IV, ventral side; 42) dorsal chaetotaxy; 43) labium, 44) maxilla; 45) mandible; 46) postantennal organ; 47) leg III; 48) furca.

latero-ventral 3.5 times longer than the dorsal one, and one ventro-lateral microsensilla. Antennal segment IV with trilobated apical vesicle, distinct subapical "organite", 4 dorso-internal, 3 dorso-external subcylindrical thick sensillae, and one microsensilla. Some of the ordinary setae are blunt at top (Fig. 49). Ventral side as in Fig. 50, with 7—8 slightly modified setae.

Ocelli 8+8. Postantennal organ absent.

Buccal cone elongated. Labium as Fig. 51. Maxille with 2 lamellae (Fig. 53), mandible with 3 teeth (Fig. 54).

Tibiotarsi I, II, III with 19, 19, 18 setae., with one acuminated tenent hair. Claw with one inner tooth, without lateral one (Fig. 55).

Ventral tube with 3+3 setae. Tenaculum with 3+3 teeth. Dens with 5 setae, mucro as Fig. 56. Ratio of claw III : mucro : dens = 1 : 0.75 : 1.24.

Genital plate of male as in Fig. 57.

Dorsal chaetotaxy as in Fig. 52. Sensory setae slightly longer than ordinary ones.

Head chaetotaxy: a0 absent, d0, d2—d5, sd1—sd4, oc1—oc3, c1, c2, c5, p2, p3, p5, p6 present. Remarks: anomaly on abd. II — absence of p1 and p2.

Discussion: The new species is described on one specimen only, because it is very important to note for the first time the presence of the genus *Pseudachorutella* Stach, 1949 in Africa. Among all species of *Pseudachorutella*, the new species is close to *P. stachi* Massoud, 1965 from New Guinea. Both species have the same type of maxillae and mandibles, the same number of setae on the dens and instead of sensory rasp some modified setae (7—8 in *P. africana* and 11 in *P. stachi*). They differ by the number of sensillae on ant. IV (8 in *P. stachi*, 7 in *P. africana*), the shape of inner sensillae of sensory organ on ant. III (hammer-shaped in *P. stachi*, globular in *P. africana*), the number of teeth on claw (*P. stachi* has also lateral teeth), the shape of the mucro (external lamella in *P. stachi* with deep indentation) and by dorsal chaetotaxy (in *P. stachi* sensory setae are 3—4 times longer than ordinary ones; there are a1, a2, a3, a4, a5 setae present on abdominal tergite IV and only a1 and a5 setae present in *P. africana*).

Neanurinae

Ectonura sp.

Material: 1 specimen (ISEA), South Africa, Saasveld, near George, on the bark of *Olinia ventosa*, 23-XII-1986, leg. V. Nicolai.

Vitronura sp.

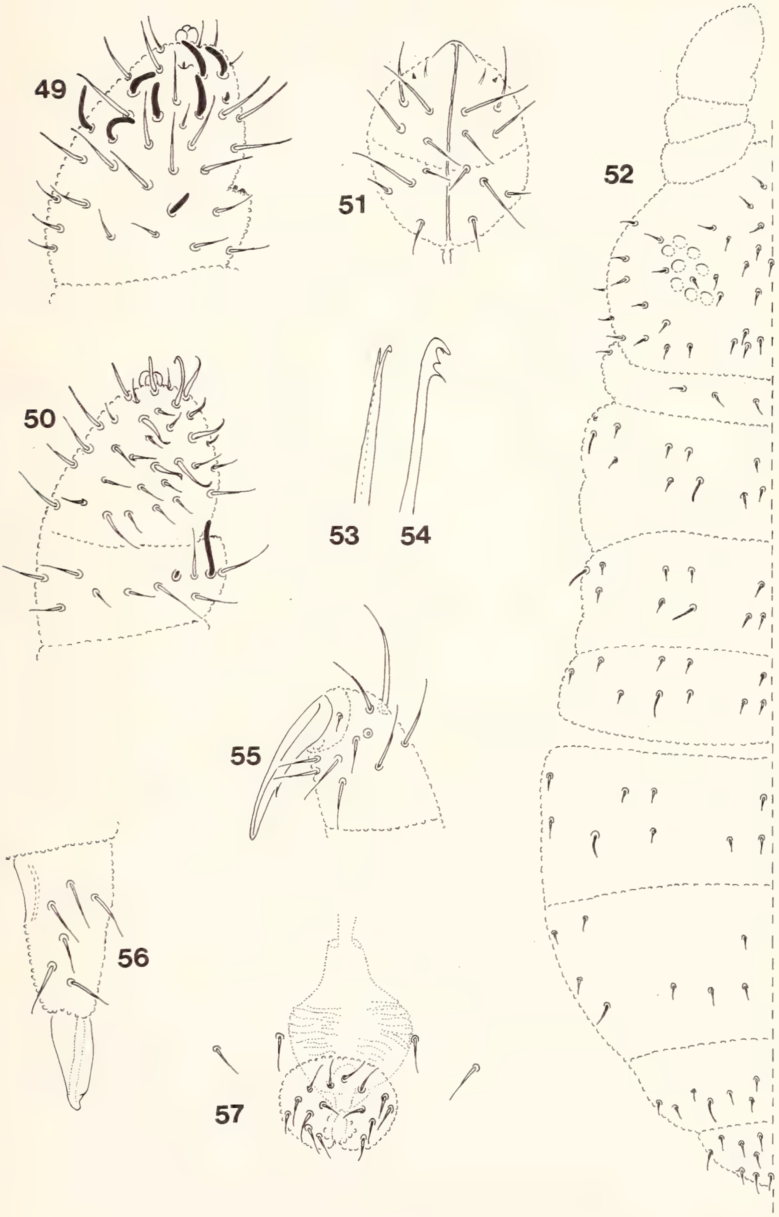
Material: 1 specimen (ISEA), South Africa, Saasveld, near George, on the bark of *Scolopia mundii*, 27-I-1987, leg. V. Nicolai.

Onychiuridae: Onychiurinae

Onychiurus saasveldensis sp. n. (Figs 58—63)

Holotype: male, paratypes: one female and one male (ISEA), paratype: male (MNHN).

Type locality: South Africa, Saasveld, near George, on the bark of *Scolopia mundii*, 27-I-1987, leg. V. Nicolai.



Figs 49—57: *Pseudachorutella africana* sp. n.: 49) antennal segment III and IV, dorsal side; 50) antennal segment III and IV, ventral side; 51) labium; 52) dorsal chaetotaxy; 53) maxilla; 54) mandible; 55) leg III; 56) furca; 57) genital plate of male.

Description: Holotype length 1.40 mm, length of paratypes between 1.1 mm and 1.40 mm. Colour in alcohol white. Tegumental grain strong (diameter of one grain = macrochaeta base) on the dorsal side of head and thorax I—III, moderate (diameter of one grain = mesochaeta base) on the abdomen.

Antennae slightly shorter than head. Sensory organ of antennal segment III consisting of 5 setae at the basis of 4 fairly large papillae, guarding 2 smooth sensory clubs, 2 smooth sensory rods and small ventro-lateral sensilla (Fig. 60). Antennal segment with very small subapical organ and one dorso-external microsensilla in the basal part of this segment.

Postantennal organ with 11—14 compound vesicles (Fig. 59). Labrum with 4/542 setae.

Pseudocellar formula per half segment dorsally: 3(2+1)2/022/33342, ventrally: 11/000/11011. Two pseudocelli on each subcoxa.

Chaetotaxy as in Fig. 58. No distinct sensory setae. Thorax II—III with lateral microsensilla s'. Abdomen IV with seta p0.

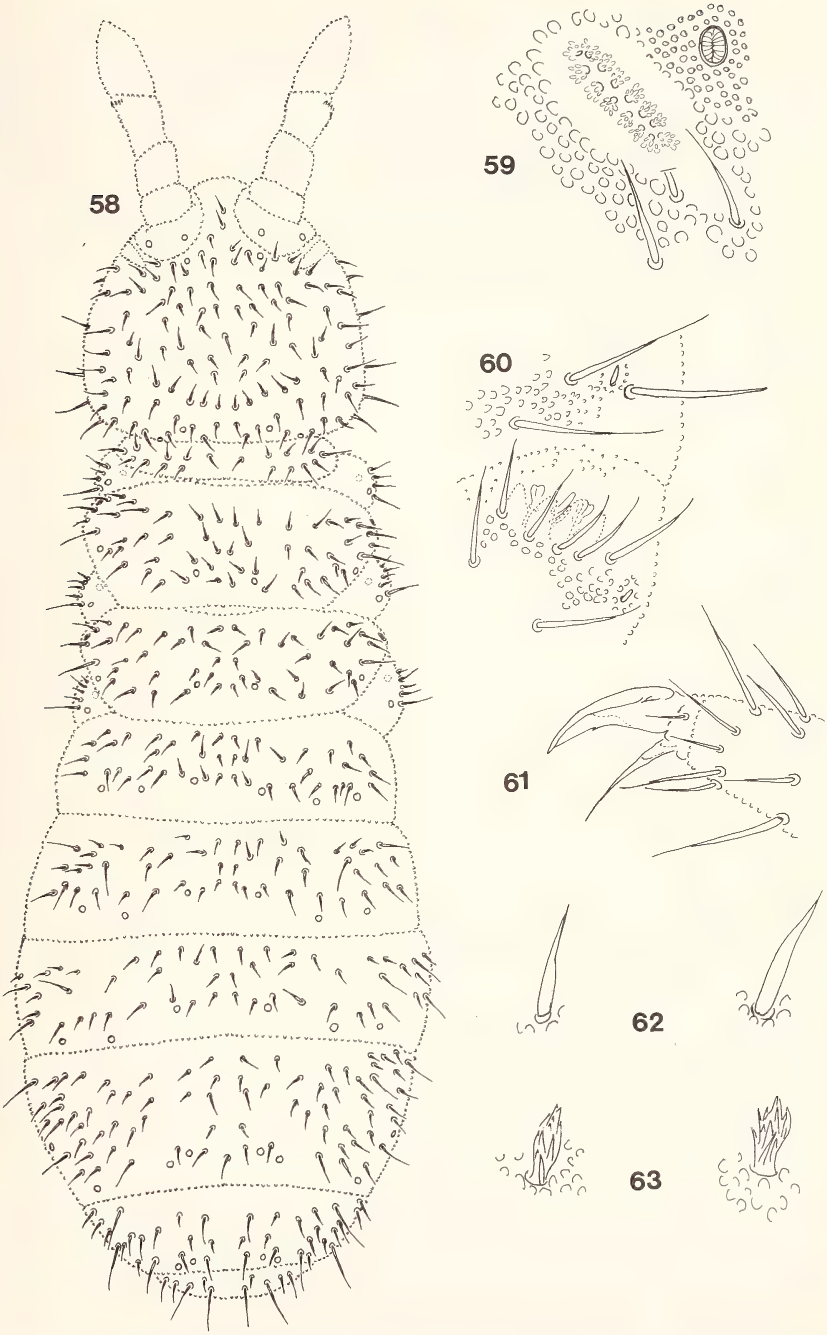
Claw with inner tooth and a pair of lateral teeth. Empodial appendage filiform without basal lamella, the same length as claw (Fig. 61).

Male ventral organ made up of 4 strong modified setae (slightly modified in young specimens) on the abd. II (Figs 62—63). Ventral tube with 6+6 or 5+5 setae.

Discussion: The new species appears as close to 4 species: *O. camerunensis* Schött, 1927 from Cameroon, *O. novaezealandae* Salmon, 1942 from New Zealand, *O. subantarcticus* Salmon, 1949 from Campbell Island, *O. sinensis* Stach, 1954 from China by the same constitution of the sensory organ of antennal segment III and postantennal organ, by the absence of anal spines. *O. saasveldensis* differs by the pseudocellar formula from the following species: *O. novaezealandae* (with 2+11/133/33332), *O. subantarcticus* (with 2+12/022/3334(3)4), *O. camerunensis* (with 2+12/022/33332). *O. sinensis* has almost the same pseudocellar formula: 2+12/022/3333(4)2. The ventral pseudocellar formula is unknown for *O. novaezealandae* and *O. subantarcticus*, but it differs from the formula in *O. camerunensis* (11/000/1111) and *O. sinensis* (1/000/0010). The number of subcoxal pseudocelli is also unknown for *O. novaezealandae*, but it differs in *O. camerunensis* and *O. sinensis* (both species with one pseudocellus on each subcoxa) and *O. subantarcticus* (subcoxae I—III with respectively 211 pseudocelli).

In the new species the claw is very similar to that in *O. novaezealandae* with one inner tooth and a pair of lateral teeth. The claw differs in *O. sinensis* (no lateral teeth), *O. subantarcticus* and *O. camerunensis* (without teeth). Only in *O. camerunensis* the empodial appendage has very small basal lamella: all other species have no basal lamella. The length of empodial appendage is the same in the new species, in *O. novaezealandae* and in *O. sinensis* and the same as the length of claw. In *O. camerunesis* and *O. subantarcticus* it is a little shorter (5/6 of the claw length).

Further differences concern the granulation of the cuticula. It is fine in *O. sinensis*, *O. novaezealandae* and *O. camerunensis*. In *O. subantarcticus* the body is coarsely granulated and in *O. saasveldensis* tegumental grains are strong on head and on thorax I—III, but moderate on abdomen.



Figs 58—63: *Onychiurus saasveldensis* sp. n.: 58) dorsal chaetotaxy; 59) postantennal organ and one pseudocellus; 60) sensory organ of antennal segment III and microsensilla of antennal segment IV; 61) leg III; 62) modified setae of abdomen II in young male; 63) modified setae of abdomen II in adult male.

Zusammenfassung

Es wird über 10 Arten von Collembola Poduromorpha berichtet, die in einem subtropischen Regenwald bei George in Südafrika gesammelt wurden. Eine neue Gattung, *Probrachystomellides* gen. n., und acht neue Arten, *Xenylla capensis* sp. n., *Odontella* (*Odontella*) *sylvatica* sp. n., *Brachystomella coatesi* sp. n., *B. georgensis* sp. n., *Probrachystomellides nicolaii* sp. n., *Pseudachorutes univesicatus* sp. n., *Pseudachorutella africana* sp. n., *Onychiurus saasveldensis* sp. n., werden in dieser Arbeit beschrieben.

References

Arlé, R. (1959): Collembola Arthropleona do Brasil Oriental e Central. — Arq. Mus. Nac. 47: 155—211.

Cardoso, M. A. (1968): Uma nova espécie de Colêmbolos de Moçambique, *Xenylla gisini* n. sp. — Rev. Ciénc. Biol. 1: 1—8.

Cassagnau, P. & E. H. Rapoport (1962): Collemboles d'Amérique du Sud. I. Poduromorphes. — Biol. Amér. Austr., CNRS, Paris 1: 139—183.

Coates, T. J. (1968a): The Collembola of South Africa — 1: The Genus *Neanura*. — J. ent. Soc. sth. Afr. 31: 185—195.

Coates, T. J. (1968b): The Collembola of South Africa — 2: The Genus *Seira*. — J. ent. Soc. sth. Afr. 31: 435—462.

Coates, T. J. (1969): The Collembola of South Africa — 3: The Genus *Lepidokrugeria*. — J. ent. Soc. sth. Afr. 32: 87—89.

Gama, M. M. da (1966): Cinq espèces nouvelles du genre *Xenylla* trouvées en Angola (Insecta, Collembola). — Publ. cul. Co. Diam. Ang., Lisb. 72: 123—134.

Gama, M. M. da (1988): Filogenia das espécies de *Xenylla* à escala mundial (Insecta, Collembola). — Evol. Biol. 2: 139—147.

Goto, H. E. (1953): A Species of Collembola, *Sinella coeca* (Schött) (Entomobryidae), new to South Africa. — Ent. monthly Mag. 89: 165—166.

Izarra, D. C. de (1972): Fauna colembológica de Isla Victoria (Prov. Neuquén, Argentina). II. Familia Neanuridae. — Physis 31 (82): 88—96.

Martynova, E. F. (1979): Two New Species of Springtails (Collembola) from Central Africa. — Zool. Zh. 58: 440—444.

Massoud, Z. (1965): Les Collemboles Poduromorphes de Nouvelle-Guinée. — Ann. Soc. entomol. Fr. (N. S.) 1 (2): 373—391.

Massoud, Z. (1967): Monographie des Neanuridae, Collemboles Poduromorphes à pièces buccales modifiées. — Biol. Amér. Austr. C. N. R. S., Paris 3: 7—399.

Najt, J. & Z. Massoud (1974): Contribution à l'étude des Brachystomellinae (Insectes, Collemboles) I. — Nouvelles espèces récoltées en Argentine. — Rev. Ecol. Biol. Sol 11: 367—372.

Pactl, J. (1959): Collembola. — South Afr. Life, Upps. 6: 24—78.

Pactl, J. (1964): Ein neuer *Prorastriopes* aus Zululand und zur Nomenklatur der südafrikanischen *Rastriopes*-Art (Ins., Collembola). — Senckenbergiana biol. 45 (6): 661—663.

Pactl, J. (1965): *Cyphoderus trinervoidis* n. sp., ein neuer Termophile aus Transvaal (Ins., Collembola). — Seckenbergiana biol. 46 (1): 59—60.

Pactl, J. (1967): On South and Central African Collembola. — J. ent. Soc. sth. Afr. 29: 135—147.

Salmon, J. T. (1942): A new species of *Onychiurus* (Collembola) from New Zealand. — Trans. Roy. Soc. N. Z. 72: 158—159.

Salmon, J. T. (1949): New Sub-Antarctic Collembola. — Cape Exped Ser., Bull. Dpt. Sci. & Ind. Res. 4: 1—56.

Schött, H. (1927): Kamerunische Collembolen. — Medd. Linköpingshögre allm. läroverks redogörelse 1926—1927, pp. 1—39.

Snider, J. (1988): *Tritosminthurus schuhi*, a new genus and species from Cape Province, South Africa (Collembola: Bourletiellidae). — Ent. News 99: 260—266.

Stach, J. (1964): Materials to the knowledge of Chinese Collembolan fauna. — Acta zool. crac. 9: 1—26, pl. 13.

Womersley, H. (1934): On some Collembola-Arthropleona from South Africa and Southern Rhodesia. — Ann. S. Afr. Mus. 30: 441—475.

Yosii, R. (1959): Collembolan fauna of the Cape Province, with special references to the genus *Seira* Lubbock. — Biol. Res. Jap. Antarctic Res. Exp., Sirakama, Wakayama-Ken 6: 1—23.

W. M. Weiner, Institute of Systematic and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Slawkowska 17, PL-31016 Krakow, Poland. — J. Najt, URA 689 du CNRS, Laboratoire d'Entomologie, MNHN, 45, rue Buffon, F-75005 Paris, France.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 389—394	Bonn, November 1991

Zur Erinnerung an Ernst von Lehmann (1912—1991)

R. Hutterer

„Wo immer uns das Schicksal hinführen mag, wir wollen ihm folgen". Mit diesem Leitsatz schloß E. von Lehmann jun. vor fast 30 Jahren einen Bericht über die 500jährige Geschichte seiner Familie (1). Er selbst hielt sich stets daran, was nicht verwundert bei einem Menschen, in dessen Lebenslauf die eigene Heimat dreimal die Staatszugehörigkeit wechselte.

Ernst Friedrich Karl Wilhelm von Lehmann wurde am 27. Februar 1912 in Mathildenhöh, Kreis Wirsitz, in der Provinz Posen geboren. Diese Provinz gehörte damals gerade zu Preußen, zwei Jahre später zu Polen. Sein Vater war der Rittergutsbesitzer Ernst von Lehmann sen., seine Mutter Eva Helene geb. Pampe. Kindheit und Jugend verbrachte das Einzelkind auf dem 260 ha großen Gut, welches seit 1840 als selbständiger Betrieb von der Familie geführt wurde. Freude an der Natur und Interesse an Landwirtschaft und Tierzucht entwickelten sich bald, angeregt und gefördert vom Vater, der eine Vorliebe für seltene Farben bei Pferden hegte und deshalb auf seinem Gestüt Schecken züchtete. Von 1918 bis 1925 lag die Erziehung des Knaben in den Händen eines Hauslehrers, danach besuchte er das Deutsche Privatgymnasium Posen, wo er 1931 das Abitur ablegte. Schon vorher interessierte er sich für Ornithologie und war Mitarbeiter der Vogelwarte Rossitten. Von 1932 bis 1936 studierte er dann Landwirtschaft und Zoologie in Danzig, Heidelberg, Kiel und Wien. Kurz danach, im April 1937, heiratete er Helga Naumann, Tochter des Königl. Landrats Eugen Naumann und der Bertha Naumann geb. Rasche in Posen. Dieser Ehe verdanken drei Kinder, zwei Töchter und ein Sohn, das Leben. Zwischen 1936 und 1939 reiste Ernst von Lehmann nach Skandinavien, Ungarn, Italien, Spanien und Ägypten, um die Landwirtschaft und Tierzucht in anderen Ländern zu studieren.

Nach dem Überfall auf Polen am 1. September 1939 wurde Posen dem Deutschen Reich einverleibt, was an den Gutsbetrieben nicht spurlos vorüberging. Da der Vater zum Militär einberufen wurde, übernahm Ernst von Lehmann jun. im Januar 1940 die Leitung der Landwirtschaft und Tierzucht. Nebenbei, wo immer sich Gelegenheit bot, sammelte er Beobachtungen über die Vererbung von Zeichnungsmustern bei Pferden und überprüfte Erbgänge mit Hilfe der eigenen Pferdezucht; seine Resultate reichte er vier Jahre später als Promotionsarbeit an der Reichsuniversität Posen ein (2).

Der Zusammenbruch der deutschen Militärherrschaft in Posen Ende 1944 bedeutete das endgültige Aus für die Gutsbesitzer. Am 22. Januar 1945 verließ die Familie von Lehmann mit 22 Pferden und Gepäck Mathildenhöh und flüchtete vor der anrückenden Roten Armee nach Westen. In Mecklenburg wurde zunächst Station gemacht; dort fand Ernst von Lehmann für wenige Monate Arbeit im Kaiser-Wilhelm-Institut für Tierzuchtforschung in Dummerstorf bei Rostock, bis auch dieses Institut in Flammen aufging (3). Die erneute Flucht führte weiter nach Westen und endete vorläufig in Horstedt bei Bremen. Der Vater hatte die Flucht nicht überlebt, und von den 22 Pferden war am Ende nur eines übrig geblieben.

In der Wesermarsch bei Bremen begann die Familie von vorn. Ernst von Lehmann besann sich auf seine ornithologischen Interessen (4) und verdiente ansonsten etwas Geld mit dem Fang und Präparieren von Kleinsäugern, was die Familie bis 1951 über Wasser hielt. Abnehmer der Mäuse und Spitzmäuse waren das Überseemuseum in Bremen und das Museum Alexander Koenig in Bonn. Das Beobachten und Sammeln der damals noch wenig bekannten Kleinsäuger warf manche ungelöste Frage auf, und so entwickelte er zunehmend Interesse für dieses

Forschungsgebiet. Die Tätigkeit für das Bonner Museum hatte ihn mit dem damals Stellvertretenden Direktor Dr. Heinrich Wolf (5) bekanntgemacht; dieser vermittelte Ernst von Lehmann ein Forschungsstipendium des Landes Nordrhein-Westfalen, welches die Familie, die 1951 in ein kleines Forsthaus nach Ersdorf bei Bonn umgezogen war, von 1953—1958 ernährte. Nun, von den größten Existenzproblemen befreit, stürzte sich Ernst von Lehmann mit unglaublicher Energie auf sein neues Arbeitsfeld. Im Museum begann er die Neuordnung und Bearbeitung der während des Krieges ausgelagerten Säugetiersammlungen, zuhause in Ersdorf führte er systematische Freilanduntersuchungen an Kleinsäugern durch. Seine Veröffentlichungen aus dieser Zeit behandeln Säugetiere aus China und Namibia (6), Vorstudien zu einer Säugetierfauna von Liechtenstein (7) und feldbiologische Studien an Kleinsäugern des Rheinlandes (8). Bei dieser Gelegenheit entdeckte er eine bis dahin übersehene Zwillingsart der Waldspitzmaus, die heute als Schabrackenspitzmaus (*Sorex coronatus*) bekannt ist (9). Gleichzeitig beschäftigte er sich mit der Variation der paläarktischen Rehe und dem Problem der großen sibirischen Rehe, ein Thema, das ihn ein Leben lang interessierte und dem er eine Reihe von Aufsätzen widmete (10). In dieser Nachkriegszeit lebte auch die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde wieder auf, die 1955 ihre Jahrestagung in Bonn abhielt (11) und in der sich Ernst von Lehmann fortan stark engagierte.

Im April 1958 wurde er als Wissenschaftlicher Angestellter des Museums eingestellt. Ein halbes Jahr später ereilte ihn ein neuer Schicksalsschlag. Am 18. Dezember 1958 wurde er nachts auf einer Landstraße bei Bonn von einem Motorrad angefahren und schwer verletzt. Nachfolgende Komplikationen führten zu einem fast vollständigen Gedächtnisverlust. Aber er gab nicht auf: mit eisernem Willen lernte er neu sprechen, und bald kehrten Teile des Gedächtnisses in sein Bewußtsein zurück. Eine leichte Gehbehinderung und Schwerhörigkeit blieben zurück und trugen künftig zu seinem prägnanten Erscheinungsbild bei.

Sobald wie möglich nahm er seine Arbeit wieder auf. Erste Reisen, nun meist in Begleitung von interessierten Schülern oder Studenten, führten ein anderes Mal nach Liechtenstein. 1963 faßte er seine langjährigen Studien in einem Buch über die Säugetierfauna des kleinen Landes zusammen (12), wofür ihm der Fürst von Liechtenstein den Professorentitel verlieh. Der Titel wurde 1965 nach Zustimmung des Bundespräsidenten und unter Anerkennung seiner Lehrtätigkeit vom Kultusminister des Landes Nordrhein-Westfalen bestätigt. Weitere Forschungsreisen führten ihn nach Andalusien, Süditalien, Montenegro, Syrien und Tunesien. Ziel dieser Reisen war es, die Randpopulationen europäischer Säugetierarten in Südeuropa und Nordafrika zu lokalisieren und ihre Variabilität zu studieren, wobei Subspeziesprobleme im Vordergrund standen (13).

Ein anderes, über Jahre verfolgtes Forschungsthema betraf die Lage und Feinstruktur von Drüsenkomplexen bei kleinen und großen Säugern, bis hin zur chemischen Analyse der Sekrete (14). Neue Entwicklungen und Methoden in Nachbardisziplinen griff er umgehend auf und versuchte sie für die Kleinsäugersystematik zu nutzen. In Zusammenarbeit mit Fachkollegen oder Studenten, die er zu interessieren wußte, nutze er Kreuzungsexperimente (15), Spermienmorphologie (16) und cytochemische Methoden (17). Seinen vielleicht größten wissenschaftlichen Impuls verdankte er der zunächst skurril anmutenden Suche nach der verschollenen Tabakmaus, die 1869 nach Exemplaren aus einer Tabakfabrik im Puschlavtal in Graubünden beschrieben worden war und später in Vergessenheit geriet, und die zur Entdeckung des Robertson'schen Chromosomenpolymorphismus bei der Hausmaus führte. Nach langwierigen Recherchen gelang es ihm, einige der schwarzen Tabakmäuse lebend zu fangen und im Bonner Museum eine Zucht anzusetzen. In Alfred Gropp, damals Professor am Pathologischen Institut der Universität Bonn, fand er einen interessierten Kollegen, der bereit war, die Chromosomen zu untersuchen. Zur Überraschung aller Beteiligten wiesen die Tabakmäuse 26 Chromosomen auf, davon 7 Paare metazentrisch, im Gegensatz zum normalen Satz der Hausmaus von 40 akozentrischen Chromosomen (18). Diese Entdeckung löste eine Flut von

Nachfolgearbeiten aus, und heute beschäftigen sich zahlreiche Arbeitsgruppen in Europa und Nordamerika mit der Zytogenetik der Hausmäuse.

Es würde zu weit führen, an dieser Stelle alle wissenschaftlichen Aktivitäten aufzuführen, die ihren Niederschlag in rund 200 Publikationen fanden (19). Erwähnt werden soll aber, daß Ernst von Lehmann nie das Interesse an seiner rheinischen Wahlheimat und ihrer Fauna verlor (20). Zwischen 1960 und 1980, als die Einflüsse der Wohlstandsgesellschaft auf die Landschaft sichtbar wurden, richtete er seine Aufmerksamkeit mehr auf Naturschutzfragen. Bestandsaufnahmen von Säugetierfaunen prospektierter oder bestehender Naturparkregionen entstanden aus diesem Blickwinkel heraus (21). Besonders viel Zeit verwendete er auf die Nachwuchsförderung; er gab Vorlesungen an der Pädagogischen Hochschule des Rheinlandes (22), gründete 1965 in Bonn eine Jugendgruppe der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde und setzte sich für die Förderung begabter Nachwuchsforscher ein.

1974 übernahm er die Leitung der Säugetierabteilung, der er bis zum Ruhestand 1977 vorstand. Längere Zeit auszuruhen aber lag ihm nicht. Seine Museumstätigkeit mußte er zwangsläufig reduzieren, auch als Folge zunehmender gesundheitlicher Beschwerden, aber in den folgenden 13 Jahren ging er konsequent an zwei Tagen der Woche ins Museum, arbeitete an seinem alten Schreibtisch und stand mit Rat und Tat zur Verfügung. An einigen Projekten, z. B. über die Pestizidbelastung von Kleinsäugern (23), arbeitete er weiter mit. In Institutsangelegenheiten mischte er sich klugerweise nicht ein, sondern suchte sich neue Betätigungsfelder. Er studierte die Kleinsäuger des Tessin für das Kantonale Museum in Lugano (24) und verwandte viel Zeit auf die Beschäftigung mit Scheckungsmustern bei Pferden, Schafen und Tylopoden, seiner alten Leidenschaft.

Am 9. Januar 1991, wenige Tage vor seinem 79. Geburtstag, starb Ernst von Lehmann an den Folgen eines Sturzes in seinem Haus in Impekoven bei Bonn. Ein langes und bewegtes Leben ging damit zuende. Bei allen Schicksalsschlägen hatte er doch das Glück, eine Pionierzeit der europäischen Säugetierkunde zu erleben und aktiv daran beteiligt zu sein. Auch seine Bemühungen um den Nachwuchs sind nicht erfolglos gewesen, denn einige der zahlreichen Schüler und Studenten, die bei ihm das Fallenstellen und Präparieren gelernt haben, sind heute namhafte Forscher.

Im persönlichen Umgang war Ernst von Lehmann nicht immer einfach, was zum Teil an seiner Schwerhörigkeit lag. Auch seine Hartnäckigkeit und seine Prinzipientreue machten manchem zu schaffen. Im Familien- und Freundeskreis und auf Reisen kam dagegen sein geselliges und humorvolles Wesen zum Vorschein. Nur dort konnte man eine andere Seite seiner Persönlichkeit kennenlernen: seinen menschlichen und materiellen Einsatz für hilfsbedürftige Personen, sei es in der Nachbarschaft oder in einem der Mittelmeerländer, die er oft bereiste, meist in Begleitung seiner Frau (25). Auch manches Projekt junger, damals noch unbekannter Forscher hat er finanziert. Ernst von Lehmann war ein Original, ein Mensch mit Kanten und Ecken, aber ein guter.

Anmerkungen:

(1) Lehmann, E. v. (1962): Das neue Herrenhaus in Mathildenhöh, Kr. Wirsitz. — Deutsches Adelsblatt 1 (9): 175—176; Lehmann sen., E. v. (1938): Geschichte der Familie von Lehmann insbesondere der Vor- und Nachfahren des erzgebirgischen Chronisten Christian Lehmann. — 93 S. Glückauf-Verlag, Schwarzenberg, Erzgebirge.

(2) Lehmann, E. v. (1951): Die Iris- und Rumpfscheckung beim Pferd. — Z. Tierz. & Züchtungsbiol. 59: 175—228; ders. (1975): Zur Farbgenetik des Pferdes unter besonderer Berücksichtigung der Wildformen. — Z. Tierz. & Züchtungsbiol. 92: 106—117.

(3) Das Institut wurde 1939 von Prof. Dr. Gustav Fröhlich gegründet, der 1940 starb; sein Nachfolger 1942—1945 wurde Prof. Dr. Jonas Schmidt. Das Institut war in vier Abteilungen, Pferde-, Rinder-, Schweine- und Schafzucht, gegliedert. Es ging 1945 mit allen Unterlagen, der Bibliothek und fast dem ganzen Tierbestand verloren; s. Witt, M. (1962): Max-Planck-Institut für Tierzucht und Tierernährung. — Jahrbuch der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften e. V. 1961 Teil II: 746—761.

(4) Lehmann, E. v. (1948): Mornellregenpfeifer und Kanut an der unteren Weser südöstl. Bremen. — Orn. Mitt. 2: 9.

(5) Wolf, H. (1972): Ernst von Lehmann 60 Jahre. — Säugetierk. Mitt. 20: 261. Eisentraut, M. (1984): Dr. Heinrich Wolf †. — Bonn. zool. Beitr. 35: 305—306. Hutterer, R. (1984): Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig I. Säugetiere. — Bonn. zool. Monogr. 19: 9—48.

(6) Lehmann, E. v. (1955): Die Säugetiere aus Fukien (SO-China) im Museum A. Koenig, Bonn. — Bonn. zool. Beitr. 6: 147—170. Hoesch, W. & E. v. Lehmann (1956): Zur Säugetier-Fauna Südwestafrikas. — Bonn. zool. Beitr. 7: 8—57.

(7) Lehmann, E. v. (1954): Zur Kleinsäuger-Fauna des Fürstentums Liechtenstein. — Bonn. zool. Beitr. 5: 17—31. Ders. (1955): Etwas über die Kleinsäugetierfauna im Fürstentum Liechtenstein. — Jahrb. Hist. Ver. Liechtenstein 55: 119—137.

(8) Lehmann, E. v. (1956): Heimfindeversuche mit kleinen Nagern. — Z. Tierpsychologie 13: 485—491. Ders. (1957): Die Bestandsdichte der Waldmaus, *Apodemus s. sylvaticus*, in einem Versuchsrevier der Voreifel. — Säugetierk. Mitt. 5: 70—72.

(9) Lehmann, E. v. (1955): Über die Untergrundmaus und Waldspitzmaus in NW-Europa. — Bonn. zool. Beitr. 6: 8—27. Olert, J. (1973): Schädelmessungen an rheinischen Wald- und Schabracken-

spitzmäusen. — Bonn. zool. Beitr. 24: 366—373. Handwerk, J. (1987): Neue Daten zur Morphologie, Verbreitung und Ökologie der Spitzmäuse *Sorex araneus* und *S. coronatus* im Rheinland. — Bonn. zool. Beitr. 38: 273—297.

(10) Lehmann, E. v. (1957): Die Heterogenität des europäischen Rehs. — Z. Jagdwissensch. 3: 53—63. Ders. (1958): Chevreuils d'Asie et d'Europe. Contribution à l'étude du Genre *Capreolus*. — Mammalia 22: 262—270. Ders. (1960): Entstehung und Auswirkung der Kontaktzone zwischen dem Europäischen und Sibirischen Reh. — Säugetierk. Mitt. 8: 97—102. Ders. (1960): Das Problem der Größenabnahme (Deminutions-Tendenz) beim Reh. — Z. Jagdwissensch. 6: 41—51. Ders. (1966): Die Farbe des Haarkleides (Decke) beim Europäisch-Vorderasiatischen Reh als taxonomisches Hilfsmittel. — Z. Jagdwissensch. 12: 5—11. Ders. (1971): Das Sommerkleid des Rehs im Klimagefälle. — Umschau 12: 428—429. Ders. (1976): Einige Bemerkungen zum Sibirischen Reh (*Capreolus capreolus* [*pygargus*] *caucasicus* Dinnik, 1910 in Mitteleuropa. — Z. Jagdwissensch. 22: 75—84. Ders. (1987): Analyse einer subfossilen Rehpopulation aus NO-Bulgarien. — Bonn. zool. Beitr. 38: 107—113. Lehmann, E. v. & H. Sägesser (1986): *Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758, Reh. — Handbuch der Säugetiere Europas 2/II: 233—267.

(11) Becker, K. (1956): Bericht über die 29. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde vom 3. bis 9. August 1955 in Bonn. — Z. Säugetierk. 21: 116—120.

(12) Lehmann, E. v. (1963): Die Säugetiere des Fürstentums Liechtenstein. — Jahrb. Hist. Ver. Liechtenstein 62: 159—362. Ders. (1982): Fauna Liechtenstein, Säugetiere I (Insektenfresser, Fledermäuse, Nagetiere). — Ber. Botan.-zool. Ges. Liechtenstein-Sargans-Werdenberg 11: 61—126.

(13) Lehmann, E. v. (1965): Über die Säugetiere im Waldgebiet NW-Syriens. — Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin 5: 22—38. Ders. (1969): Zur Säugetierfauna Südandalusiens. — Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin 9: 15—32.

(14) Lehmann, E. v. (1962): Über die Seitendrüsen der mitteleuropäischen Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus* Schreber). — Z. Morph. Ökol. Tiere 51: 335—344. Ders. (1966): Über die Seitendrüsen der mitteleuropäischen Wühlmäuse der Gattung *Microtus* Schrank. — Z. Morph. Ökol. Tiere 56: 436—443. Ders. (1969): Die Rückendrüse des Europäischen Maulwurfs (*Talpa europaea*). — Z. Säugetierk. 34: 358—361. Ders. (1969): Über die Hautdrüsen der Schneemaus (*Chionomys nivalis nivalis* Martins, 1842). — Bonn. zool. Beitr. 4: 373—377. Jacob, J. & E. v. Lehmann (1976): Chemical composition of the nasal gland secretion from the Marsh Deer *Odocoileus* (*Dorcelaphus*) *dichotomus* (Illiger). — Z. Naturforsch. 31c: 496—498.

(15) Král, B., E. v. Lehmann & J. Zejda (1972): Die Hybriden zweier Unterarten der Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus* Schreb.). — Zool. Listy 21: 43—61. Lehmann, E. v. & H. E. Schäfer (1976): Kreuzungsergebnisse mit Waldmäusen (*Apodemus*) der Insel Sizilien. — Säugetierk. Mitt. 24: 180—184.

(16) Lehmann, E. v. & H. E. Schaefer (1974): Über die Morphologie und den taxonomischen Wert von Kleinsäugetierspermien. — Bonn. zool. Beitr. 25: 23—27. Lehmann, E. v. (1981): Spermatozoi di alcune Specie di Micromammiferi Ticinesi. — Boll. Soc. Tic. Sc. Nat.: 81—82.

(17) Budde, R., E. v. Lehmann & H. E. Schaefer (1976): Cytochemisch-hämatologische Untersuchungen an den Repräsentanten der Gattung *Apodemus* auf der Insel Pantelleria. — Suppl. Ric. Biol. Selvagina 7: 111—120.

(18) Gropp, A., U. Tettenborn & E. v. Lehmann (1969): Chromosomenuntersuchungen bei der Tabakmaus (*M. poschiavinus*) und bei Tabakmaus-Hybriden. — Experientia 25: 875—876. Dies. (1970): Chromosomenvariation vom Robertson'schen Typus bei der Tabakmaus, *M. poschiavinus*, und ihren Hybriden mit der Laboratoriumsmaus. — Cytogenetics 9: 9—23. Lehmann, E. v. (1973): Coat colour genetics of the tobacco-mouse (*Mus poschiavinus* Fatio). — Mouse News Letter 48: 23. Lehmann, E. v. & A. Radbruch (1977): Robertsonian translocations in *Mus musculus* from Sicily. — Experienta 33: 1025—1026.

(19) Ein vollständiges Schriftenverzeichnis liegt vor und kann beim Verfasser angefordert werden.

(20) Lehmann, E. v. (1967): Fund eines Stangenfragmentes von *Cervus* (*Eucladoceros*) *ctenoides* Nesti, 1841 bei Bergheim/Erft. — Z. Säugetierk. 32: 182—185. Ders. (1968): Ein neuer Nachweis des Moschusochsen (*Ovibos moschatus* Zimmermann, 1780) im Rheinland. — Decheniana 121: 197. Boecker, M., E. v. Lehmann & H. Remy (1972): Über eine Wirbeltierfauna aus den jüngsten würmzeitlichen Ablagerungen am Michelberg bei Ochtendung/Neuwieder Becken. — Decheniana 124: 119—134.

(21) Lehmann, E. v. (1968): Zur Säugetierfauna des Naturparks „Südeifel". — Rhein. Heimatpfl. 2: 140—155. Ders. (1969): Aufsammlungen von Kleinsäugetieren im Naturpark „Nordeifel". — Rhein. Heimatpfl. 1: 46—56. Ders. (1972): Die Kleinsäugetiere des Naturparks „Rhein-Westerwald". — Rhein. Heimatpfl. 4: 296—315. Ders. (1975): Die Säugetierfauna des Bausenberges (Eifel). — Beitr. Landespfl. Rhld.-Pfalz 4: 379—385.

(22) Pädagogische Hochschule Rheinland, Personal- und Vorlesungsverzeichnis, Sommersemester 1972, Wintersemester 1972/73.

(23) Drescher-Kaden, U., R. Hutterer & E. v. Lehmann (1978): Rückstände von Organohalogenverbindungen in Kleinsäugern verschiedener Lebensweise aus dem Rheinland. — Decheniana 131: 266—273.

(24) Lehmann, E. v. & R. Hutterer (1979): Elenco dei Mammiferi (Mammalia) del Ticino. — Boll. Soc. Tic. Sc. Nat.: 91—105.

(25) Ich danke Frau Helga von Lehmann herzlich für Auskünfte und für die Leihgabe des hier abgedruckten Portraits, das etwa 1956 entstand.

Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 395—398	Bonn, November 1991

Buchbesprechungen

Klämbt, D., H. Kreiskott & B. Streit, Hrsg. (1991): *Angewandte Biologie.* xxvi, 582 S., 138 Abb., 40 Tab. VCH, Weinheim.

Dieses Werk bietet eine bislang einzigartige Aufstellung der Anwendungsbereiche biologischer Kenntnisse. In 36 in sich abgeschlossenen Beiträgen berichten 37 kompetente Fachautoren und -autorinnen über das gesamte Spektrum anwendungsbezogener Arbeitsrichtungen der Biologie: Pflanzenproduktion in Gartenbau, Agrar- und Forstwirtschaft; Tierproduktion in Landwirtschaft und Fischerei sowie Versuchstierzucht; Pflanzen-, Tier- und Humanmedizin einschließlich Parasitologie, Epidemiologie, Ernährungswissenschaften und Pharmazeutische Biologie; Umweltschutz mit Arten- und Biotopschutz, Gewässer-, Boden- und Stadtökologie und Toxikologie; Biotechnologie; Öffentlichkeitsarbeit mit Übersetzer- und Lektorentätigkeit, Wissenschaftsjournalismus u. a.; Lebensmittel- und Umweltrecht und als Anhang „weitere Tätigkeitsfelder" wie Meeresbiologie, Tierschutz, pharmazeutische Beratung.

Jeder der Beiträge, die mit zahlreichen informativen Abbildungen und Tabellen angereichert und sehr leserlich verfaßt sind, beinhaltet neben einer recht ausführlichen Beschreibung der Disziplinen geeignete Fallbeispiele zur Erläuterung der angesprochenen Tätigkeiten sowie einen Abschnitt mit „Trends und Perspektiven" für die Fachrichtung. Anschließend sind stets Hinweise auf weiterführende Literatur und ggf. eine Auswahl spezifischer Zeitschriften zu finden. Das Werk gibt somit eine komplette Darstellung aller Arbeitsrichtungen der Biologie, anhand derer sich Studierende über ihre späteren Berufsmöglichkeiten orientieren bzw. mit Hilfe derer Dozenten und Lehrer die Anwendung biologischer Kenntnisse vermitteln können. Es ist aber nicht nur eine ausführliche Berufsberatung für Studierende im Hauptstudium, sondern stellt auch ein vortreffliches Nachschlagewerk für Biologen dar, die sich über ihnen nicht vertraute Disziplinen ihres Faches orientieren wollen. Allgemein eignet es sich zur Beantwortung der von Fachfremden oft gestellten Frage: „Was machen Biologen eigentlich?"

Ein sehr interessantes und ansprechendes Buch, das Einzug in alle universitären naturwissenschaftlichen Bibliotheken halten sollte.

Sabine von Groll

Tischler, W. (1990): *Ökologie der Lebensräume.* xii, 356 S., 91 Abb., 2 Tab. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Wer einen raschen und dennoch detaillierten Überblick über die Ökologie der wichtigen Lebensräume der Erde sucht, ist mit diesem kleinen handlichen Taschenbuch gut beraten. Mit viel Sachverstand beschreibt der bekannte Autor die Charakteristika der Lebensräume Meer, Brackwasser, Meeresküsten, Binnengewässer, Sumpflandschaften, Wälder, offene Trockenlandschaften, offene Kältelandschaften, Agrar- und Urbanlandschaften. Ausgehend von ihren abiotischen Faktoren (Klima, Substrat), die dadurch bedingte Pflanzendecke und die von und in ihr lebende Tierwelt (oft einschließlich des Menschen) schildert er die spezifischen Besonderheiten dieser Lebensräume. Vergleichsweise ausführlich geht der Autor auf die anthropogen bedingten Landschaften ein.

In dem knapp gehaltenen Text wird ständig auf weiterführende Literatur des durchnumerierten Verzeichnisses hingewiesen, was dem Leser das Auffinden des zum Themenbereich gehörenden Schrifttums ungemein erleichtert und das Buch somit als ein dem Überblick dienendes Nachschlagewerk wertvoller macht. Das umfangreiche Literaturverzeichnis mit 786 Quellen weist auch Literatur mit historischem Dokumentationswert auf.

Alles in allem ein sehr nützliches und handliches Nachschlage- und Übersichtswerk.

Sabine von Groll

Renner, M., V. Storch & U. Welsch (1991): *Kükentals Leitfaden für das zoologische Praktikum, 20., neubearb. Aufl.* xii, 458 S., 229 Abb. G. Fischer, Stuttgart & New York.

Mit diesem Werk liegt die 20., neubearbeitete Auflage des bewährten Leitfadens vor, der seit über 90 Jahren ein Standardwerk für die zoologischen Praktika der Universitäten ist. Die Textgliederung aus früheren Auflagen wurde beibehalten, der Inhalt nach neuesten wissenschaftlichen Erkenntnissen ergänzt und korrigiert, zahlreiche Abschnitte völlig umgeschrieben und verbessert und die Auswahl der behandelten Formen teilweise neu getroffen, wobei auch Aspekte des Artenschutzes berücksichtigt wurden. 10 neue Abbildungen wurden hinzugefügt, an 30 weiteren Korrekturen vorgenommen. Zu begrüßen ist auch, daß in dieser Auflage die behandelten Arten zu Beginn der Präparationsanleitung kurz biologisch „vorgestellt" werden. Als Anhang findet man wiederum eine systematische Gliederung des Tierreiches, deren Überarbeitung sich „weitgehend auf dringend notwendige Sachkorrekturen beschränkt", ein Wörterverzeichnis mit biologischen Fachausdrücken und ein Sachregister.

Leider wurden die Tafeln, die auf den Vorsatzblättern früherer Auflagen zu finden waren, nicht mit aufgenommen. Stellte diejenige des vorderen Vorsatzblattes auch nur einen hübschen Schmuck dar, so war die „Entfaltung der Tiere im Rahmen der Erdgeschichte" des hinteren Vorblattes doch ein ungemein nützlicher und willkommener Überblick für die Studierenden.

Völlig unverständlich erscheint allerdings die Tatsache, daß das Sachregister gekürzt wurde. Ein ausführliches Sachregister ist für Studierende eine große Hilfe, und gerade Autoren von Lehrbüchern sollten bestrebt sein, ein möglichst vollständiges Register in ihrem Werk mitzuliefern. In dieser Ausgabe jedoch beschränken sich nicht nur die Angaben der Seitenzahlen zum Auffinden der Begriffe meist auf eine, sondern es werden auch eine große Zahl der Begriffe — obwohl im Text behandelt — gar nicht mehr aufgeführt (z. B. Blinddarm, die verschiedenen Venen, Samenleiter und Vas deferens, Statocyste u. v. m.)! Insgesamt ist das Register von einem Umfang von 43 Seiten (18. Aufl.) auf nicht einmal 11 Seiten (!) gekürzt worden und somit nur noch begrenzt brauchbar. Was die Autoren sich dabei gedacht haben, ist schwer nachzuvollziehen.

Sabine von Groll

Blüm, V. (1986): *Vertebrate Reproduction. A Textbook.* Translated from the German edition by A. C. Whittle. ix, 405 S., 109 Abb., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokio.

Mit diesem Werk liegt die englische Übersetzung des deutschsprachigen Buches „Vergleichende Reproduktion der Wirbeltiere" vor. Das Original basiert auf einer vom Autor an der Universität Bochum gehaltenen Vorlesung für Studierende der Biologie. Der Autor ist bestrebt, die wesentlichen Aspekte der Fortpflanzungsbiologie der Wirbeltiere in einem Lehrbuch zusammenzufassen, wie es bis dahin in deutscher Sprache noch nicht geschehen war. Es gelingt ihm, die für Studierende oft verwirrende Vielfalt der verschiedenen reproduktiven Adaptationen bei Wirbeltieren übersichtlich darzustellen. Nach einem einführenden Überblick über die Grundlagen der Genetik und der Reproduktionsbiologie folgen Kapitel über vergleichende Anatomie der Urogenitalsysteme, Spermato- und Oogenese, Befruchtung und frühe Entwicklung, Regulationsmechanismen, Fortpflanzungsverhalten und Brutfürsoge innerhalb und außerhalb des Körpers. Um die Kosten für das Buch gering zu halten, wurden die Abbildungen einfach und schematisch gehalten und auf ein für das Verständnis notwendiges Minimum beschränkt. Ein ausführliches, nach Kapiteln gegliedertes Literaturverzeichnis, ein Glossar und ein Register der Pflanzen- und Tiernamen runden das Werk ab.

Was die englische Übersetzung betrifft, betont der Autor, daß der Übersetzer „meine grundlegenden Absichten verstanden und meisterhaft seine Muttersprache mit meiner Eigenart, Dinge zu erklären, verknüpft hat. Mehr noch, er hat einige Fehler korrigiert, so daß meiner Meinung nach der Text durch seine Arbeit an Qualität gewonnen hat."

Somit liegt auch für englischsprachige Studierende ein gut leserliches, ausführliches und preislich erschwingliches Lehrbuch zur Reproduktionsbiologie der Wirbeltiere vor, das nur wärmstens empfohlen werden kann.

Sabine von Groll

Harrison, D. L. & P. J. J. Bates (1991): *The mammals of Arabia, 2nd edition.* 354 pp., 147 tabs., 449 figs., Harrison Zoological Museum Publication, Sevenoaks.

Die erste Auflage von „Mammals of Arabia" erschien 1964 (Band I), 1968 (II) und 1972 (III) bei Ernest Benn, Ltd. Sie war seitdem das Standardwerk für die Säugetiere des arabischen Raumes von Irak bis Jemen. Das dreibändige Werk hatte einen nachhaltigen Einfluß auf die Erforschung der Säugetierwelt dieser zuvor kaum bekannten Region. Neue Daten konnten nun leicht an dem bemessen werden, was bereits im „Harrison" stand, wie das Buch bald genannt wurde. Expeditionen nach Oman, Saudi Arabien und Jemen haben seitdem viele neue Informationen zusammengetragen; diese hat der Verfasser jetzt, ergänzt durch seinen jungen Mitarbeiter Paul J. J. Bates, in eine zweite Auflage eingearbeitet. Auch wenn das Werk bescheiden als 2. Auflage ausgegeben wird, so ist es doch fast ein neues Buch. Der Text ist gründlich durchgearbeitet und gestrafft worden, jede Art wird nach einem klaren Schema — Diagnose, Beschreibung, Maßtabelle, Verbreitungskarte, Abbildungen — behandelt. Die früheren drei Bände sind in einem einzigen Band vereint, was sowohl durch die Straffung des Textes als auch durch neue Textverarbeitungsmethoden gelang. Das Buch wird diesmal im Selbstverlag des Harrison Zoological Museum in Sevenoaks (Kent, U. K.) herausgegeben und ist von dort zu beziehen.

Neu ist nicht nur das Format und der Stil, sondern auch der Inhalt. Seit 1972 wurden mehrere neue Säugetierarten entdeckt, von denen *Pipistrellus arabicus*, *Crocidura arabica* und *Gazella bilkis* behandelt werden. *Nesokia bunnii*, ein endemischer Nager der Sümpfe von Basra, Irak, ist leider in der Synonymie verlorengegangen. Andere Arten wie *Mus macedonicus* wurden erst kürzlich als eigenständige Arten erkannt, viele andere für den arabischen Raum erstmalig nachgewiesen. Überraschend ist das neue taxonomische Konzept der Verfasser. Während David L. Harrison in seinen früheren Arbeiten und in der Erstausgabe die subspezifische Variation der Arten eher überbetont hat, wenden die beiden Verfasser des neuen Buches ein sehr weites Artkonzept an, das im Fall von *Nesokia bunnii* sogar einen bemerkenswerten Endemiten in die (falsche) Synonymie von *Nesokia indica* verweist.

Ein Glossar der Fachausdrücke, ein Verzeichnis der Lokalitäten mit Koordinaten, ein umfangreiches Literaturverzeichnis sowie je ein Index zu den Trivial- und den wissenschaftlichen Namen beschließen das Buch. Zusammen mit den Artkapiteln und den Schlüsseln zu Gattungen und Arten wird es für jeden, der sich für die Säugetierwelt des arabischen Raumes interessiert, eine unersetzliche Quelle darstellen. Durch eine traurige Koinzidenz dokumentiert das Buch zugleich ein Kapitel der Tierkunde Arabiens vor dem Golfkrieg. Rückblickend zeigt es, welche Schönheit die Natur auch in dieser wüstenhaften Region der Erde entstehen ließ. Das hervorragende Buch von David Harrison und Paul Bates wird hoffentlich dazu beitragen, einen Teil davon zu erhalten.

R. Hutterer

Skogland, T. (1989):*Comparative Social Organisation of Wild Rendeer in Relation to Food, Mates and Predator Avoidance.* Advances in Ethology — Supplements to Ethology, formerly Zeitschrift für Tierpsychologie, Heft 29. 74 S., 26 Abb., 3 Tafeln, 18 Tab. Parey, Berlin & Hamburg.

Diese Monographie in englischer Sprache ist im Stil einer wissenschaftlichen Veröffentlichung verfaßt. Sie behandelt den Einfluß von Umweltfaktoren auf Sozialverhalten und Anpassungen von wilden und halbwilden Rentieren in alpinen und arktischen Tundraregionen Norwegens und auf der Insel Svalbard, womit für letzteres Gebiet erstmals eine derartige Veröffentlichung vorliegt.

Während in den letzten zwei Jahrzehnten viel über das Verhalten wilder Rentiere und Caribou berichtet wurde, betont die vorliegende Studie die Anpassungen des Verhaltens dieser Tiere an verschiedene Umweltgegebenheiten. Sie vergleicht verschiedene Populationen in vergleichbaren Arealen bzw. verschiedene Herden einer Population unter verschiedenen Lebensbedingungen. Dabei geht sie ein auf Herdengrößen und Zusammenhang mit Nahrungsangebot und Feinddruck, Gebärstrategien wie Lokalität, Zeitpunkt und Synchronisation von Geburten, Gruppenverhalten in Abhängigkeit von Geschlecht und Rangordnung u. v. m. Darüber hinaus wird der Einfluß des Verhaltens von Einzeltieren auf das der Gesamtpopulation untersucht.

Ein interessanter Beitrag zu Ökologie und Lebensweise von Tieren in extremen Lebensräumen. Anzumerken sei noch, daß für dieses dünne kartonierte Heft ein recht stolzer Preis verlangt wird.

Sabine von Groll

Hagen, E. von: *Hummeln — bestimmen, ansiedeln, vermehren, schützen.* 1. Auflage 1986; 2., erweiterte Auflage 1988: 256 S., 138 Farbfotos, 55 farbige und 63 Strichzeichnungen. Neumann-Neudamm, Melsungen.

Hummeln haben als staatenbildende Insekten zu allen Zeiten ein lebhaftes Interesse gefunden, das durch ihre Rolle als Bestäuber von Kulturpflanzen noch zusätzlich angeregt wurde. Mit der Erkenntnis von der Bedeutung des Biotop- und Artenschutzes für die Erhaltung der natürlichen Artenvielfalt hat sich in jüngster Zeit ein wachsendes Interesse an Schutzmaßnahmen auch für diese Wildbienengruppe breitgemacht. Der Verfasser, erfahren im Umgang mit Hummeln und ihrer Haltung in künstlichen Nistgelegenheiten, versucht mit diesem Buch, seine Kenntnisse und sein Engagement einem weiteren Leserkreis zu vermitteln. In der Darstellung erkennt man den Praktiker; seine Anleitungen zu Bau und Verwendung von Hummelnistkästen sind wert, gelesen und in die Tat umgesetzt zu werden.

Die Biologie der Hummeln wird durch eindrucksvolle Fotos dokumentiert. Ein reicher Erfahrungsschatz ist im Text festgehalten, dessen Lesbarkeit aber leider durch eine unübersichtliche Gliederung, Überfrachtung mit Hinweisen auf Artunterschiede, die besser in den speziellen Teil passen würden, lange wörtlich zitierte Passagen aus fremden Veröffentlichungen und sich daraus ergebende Wiederholungen beeinträchtigt wird. In die Abschnitte über die wirtschaftliche Bedeutung der Hummeln als Pflanzenbestäuber und über ihre Gefährdung und mögliche Schutzmaßnahmen sind manche persönlichen Ansichten und Erklärungsversuche des Verfassers eingeflossen, denen der Leser vielleicht nicht immer voll zustimmen mag. Aus allem spricht ein starkes Engagement und viel Sympathie für die Hummeln, und es ist zu wünschen, daß der unbefangene Leser sich dadurch zu einer ebenso positiven Einstellung anregen läßt.

Im speziellen Teil dienen schöne Farbfotos mit beigegebenen Beschreibungen und in der zweiten Auflage, zusätzlich farbige Zeichnungen dem Zweck, die einheimischen Hummeln und Schmarotzerhummeln nach ihrem Farbmuster anzusprechen. Der Text zu den einzelnen Arten umfaßt auch Angaben über Verbreitung und bevorzugte Lebensräume, Flugzeiten, Neststandorte, Haupttrachtpflanzen und sonstige Hinweise zur Biologie. In der zweiten Auflage ist eine Bestimmungstabelle von V. Mauss hinzugekommen, nach der die Weibchen zuverlässiger bis zur Art bestimmt werden können. Da die darin verwendeten Merkmale nur bei näherer Betrachtung unter Vergrößerung zu erkennen sind, wofür die Tiere getötet oder wenigstens betäubt werden müssen, bittet der Verfasser als konsequenter Hummelschützer darum, diesen Schlüssel nur zu benützen, wenn wissenschaftliche Zielsetzungen eine zweifelsfreie Artbestimmung notwendig machen.

Im Text sind die Arten meistens mit deutschen Namen genannt, von denen etliche keineswegs gebräuchlich sind, sondern offenbar erst für allgemeinverständliche Bücher wie dieses erfunden wurden. Dabei kam es in einigen Fällen zu Stilblüten wie „Kryptarum-Erdhummel" (*Bombus cryptarum*), „Armeniacushummel" (*Megabombus armeniacus*) oder „Laesushummel" (*M. laesus*). Über den Wert solcher Neuschöpfungen mag man geteilter Meinung sein; ich halte sie für unnötig, da ersthafte Amateure durchaus bereit sind, die gültigen wissenschaftlichen Namen zu verwenden.

Trotz einiger Mängel im Detail ist das Erscheinen dieses Buches zu begrüßen. Als erstes deutschsprachiges Buch zu diesem Thema und mit seiner ansprechenden Bebilderung ist es sicher geeignet, neue Interessenten für die Hummeln und den Hummelschutz zu gewinnen.

H. Ulrich

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. — *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. — Manuscripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. — Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1, West Germany.

Review. — Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. — Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s') address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). — Ent. monthly Mag. 95: 139—143.

Dyte, C. E. (1975): Familiy Dolichopodidae. — In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212—258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. — Bonn. zool. Beitr. 34: 273—277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. — Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. — Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

[Deutsche Fassung im nächsten Heft]

Bonner zoologische Beiträge
Band 42, Heft 3—4, 1991

INHALT

Reproduction and social organization in *Peropteryx kappleri* (Chiroptera, Emballonuridae) in Colombia
G. E. Giral, M. S. Alberico & L. M. Alvaré 225

Description of a new broad-nosed bat from Colombia
M. S. Alberico & E. Velasco 237

Variation and evolution of the Sicilian shrew: Taxonomic conclusions and description of a possibly related species from the Pleistocene of Morocco (Mammalia: Soricidae)
R. Hutterer 241

Chromosome evolution in the genus *Acomys*: chromosome banding analysis of *Acomys* cf. *dimidiatus* (Rodentia: Muridae)
V. T. Volobouev, M. Tranier & D. Dutrillaux 253

Zur genetischen und morphologischen Variabilität der Gattung *Apodemus* (Muridae) im Westen der Iberischen Halbinsel
C. Fernandes, H. Engels, A. Abade & M. Coutinho 261

Zur Kenntnis der Hausmäuse der Insel Annobón, Äquatorial-Guinea
S. J. Peris 271

Callous scalation in female agamid lizards (*Stellio* group of *Agama*) and its functional implications
K. J. Baig & W. Böhme 275

Distribution and bioacoustics of *Rana perezi* Seoane, 1885 (Amphibia, Anura, Ranidae) in Tunisia
D. Steinwarz & H. Schneider 283

Brutpflegestrategien bei Belontiiden (Pisces, Anabantoidei)
J. Vierke 299

Nuevas especies de moluscos terrestres (Gastropoda, Pulmonata) de la isla de Alegranza (Archipiélago Canario)
M. R. Alonso, F. C. Henríquez & M. Ibáñez 325

Two new species of *Cryptella* (Gastropoda: Parmacellidae) from Lanzarote and Alegranza
R. Hutterer & K. Groh 339

***Aenigmatistes* (Diptera: Phoridae), Aschiza with a ptilinum!**
R. H. L. Disney 353

Collembola Poduromorpha of South Africa
W. M. Weiner & J. Najt 369

Zur Erinnerung an Ernst von Lehmann (1912—1991)
R. Hutterer 389

Buchbesprechungen 395

LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION

SMITHSONIAN LIBRARIES LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION INSTITUTION NIAN
SMITHSONIAN INSTITUTION INSTITUTION SMITHSONIAN LIBRARIES LIBRARIES SMITH
SMITHSONIAN LIBRARIES LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION INSTITUTION ONIAN
SMITHSONIAN INSTITUTION INSTITUTION SMITHSONIAN LIBRARIES LIBRARIES SMITH
SMITHSONIAN LIBRARIES LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION INSTITUTION ONIAN
SMITHSONIAN INSTITUTION INSTITUTION SMITHSONIAN LIBRARIES LIBRARIES SMITH
SMITHSONIAN LIBRARIES LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION INSTITUTION NIAN
SMITHSONIAN INSTITUTION INSTITUTION SMITHSONIAN LIBRARIES LIBRARIES SMITH
SMITHSONIAN LIBRARIES LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION INSTITUTION NIAN

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01257 3606